E. Korschelt

Regeneration und Transplantation

Erster Band

LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD
D499 .K84
Regeneration und transplantation / von d
OLD
1
24503277253

Gebrüder Borntraeger Berlin

LANE

MEDICAL LIBRARY

LEVI COOPER LANE FUND

Regeneration
und
Transplantation

von

Dr. med. et. phil. E. Korschelt

Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie
an der Universität Marburg (Hessen)

I. Band: Regeneration

Mit 395 Textabbildungen

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1927

MP

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten
Copyright 1927 by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Buchdruckerei des Waisenhauses in Halle a. d. S.

n 84
v. 1
927

Der

Universität Marburg

zur Jubelfeier

1527—1927

67100

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/regenerationundt0000drme_a8f7

Vorwort

Die bereits vor länger als zwei Jahrzehnten geplante Herausgabe einer zusammenfassenden Darstellung des großen Gebiets der Regeneration und Transplantation wurde damals aus äußeren Gründen fallen gelassen. Das kleine im Jahre 1907 unter demselben Titel erschienene Buch war nur die auf Wunsch des Verlegers Herrn Dr. Gustav Fischer, Jena, vorgenommene weitere Ausarbeitung eines in der allgemeinen Sitzung der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Stuttgart im Jahre 1906 gehaltenen Vortrags. Das Erscheinen des vortrefflichen Regenerationswerkes von Morgan und seiner Übersetzung ins Deutsche (1907) veranlaßte mich, auch weiterhin von einer Bearbeitung des mich seit langen Jahren beschäftigenden Gebiets abzusehen, zumal mich andere Aufgaben in Anspruch nahmen.

Wenn das Regenerationsproblem und die mit ihm eng verbundene Transplantation in der damaligen Zeit der sich herrlich entfaltenden Entwicklungsphysiologie mit ihr im Mittelpunkt des Interesses stand, so läßt sich dies heute nicht mehr im gleichen Maß sagen. Andere Fragen sind seitdem in den Vordergrund getreten und die gleichzeitig auf das Praktische gerichtete Vererbungslehre beherrscht zurzeit die gesamte Biologie.

Immerhin ist die Publikationstätigkeit auch auf diesem Gebiet der experimentellen Biologie kaum zurückgegangen, wie das Verzeichnis der bis zum laufenden Jahr erschienenen Schriften erkennen läßt. Deshalb folgte ich gern der gegen Ende des Jahres 1923 an mich ergangenen Aufforderung des Herrn Verlegers, ein Buch über die Regeneration der Tiere bei ihm herauszugeben. Allerdings schien es mir erwünscht, den Plan zu erweitern, d. h. die Darstellung auf die Transplantation und Explantation zu erstrecken, sowie dabei auch die Pflanzen nach Möglichkeit heranzuziehen. So entstand in ziemlich mühsamer, durch die verstreute Literatur er-

schwerten, $2^1/_2$jährigen Arbeit der nunmehr vollendete vorliegende erste Band. Der zweite, in Bearbeitung genommene, weniger umfangreiche Band wird die Transplantation und Explantation behandeln.

Bezüglich der Literaturverarbeitung weise ich darauf hin, daß die Unmenge der vorhandenen Arbeiten ihre Verwertung in dem möglicherweise von den Verfassern erwarteten Umfang beim besten Willen nicht gestattet. Es blieb nichts übrig, als eine Auswahl zu treffen und diejenigen Ergebnisse zu verwerten, die der Sache am förderlichsten waren; etwa bestehende Lücken muß ich bitten, durch die große Fülle des Materials, wie auch durch die schwierige, nicht selten ganz unmögliche Beschaffung zumal der ausländischen Literatur zu entschuldigen. Das möglichste ist zwar geschehen, aber menschliche Unvollkommenheit ließ gewiß mancherlei Mängel bestehen.

Da sich das bearbeitete Gebiet auf mehrere benachbarte Fächer erstreckt, war ich genötigt, die Büchereien der betreffenden Institute, besonders des Botanischen Instituts stark in Anspruch zu nehmen. Für das dabei gefundene freundliche Entgegenkommen möchte ich nicht versäumen den Leitern des Botanischen, Anatomischen, Pathologisch-Anatomischen, Physiologischen und Mineralogischen Instituts, sowie der Chirurgischen und Medizinischen Klinik, den Herren Kollegen Claussen, Göppert, Versé, Dittler, Weigel, Läwen und Schwenkenbecher an dieser Stelle meinen ergebensten Dank auszusprechen, den ich auch für die gütige Überlassung verschiedener Objekte zu Untersuchungszwecken abzustatten habe.

Mein Dank gebührt ferner dem rührigen Verleger, Herrn Dr. Thost, für sein jederzeit entgegenkommendes, nie rastendes Bemühen bei der Ausstattung und Drucklegung des Buches, sowie dem Oberpräparator des Zoologischen Instituts, Herrn G. Wiese, für die Anfertigung einer größeren Zahl von Abbildungen.

Marburg, Ende Juli 1926.

Inhalt

Seite

Einleitung. Allgemeines und Geschichtliches 1

1. Kapitel. Regeneration an Zellen und Einzelligen 11
   1. Wundheilung und Ersatz von Teilen bei Pflanzenzellen 13
   2. Regenerationsvorgänge an einzelligen Tieren 16
      A. Regeneration bei Rhizopoden, Flagellaten und Sporozoen . . . 17
      B. Regeneration bei Infusorien 21
         a) Reparative Regeneration. 21
         b) Physiologische Regeneration 27
         c) Die Bedeutung des Kernes für die Teilungsvorgänge 37
         d) Superregeneration und Mehrfachbildungen 41

2. Kapitel. Verlust und Ersatz von Teilen des Pflanzenkörpers . 45
   1. Die Reproduktion bei den Pflanzen 47
   2. Die Reparationsvorgänge 55
      A. Reparation bei niederen Kryptogamen (Algen und Pilzen) . . . 55
      B. Die Herkunft des Regenerationsmaterials. Kallusbildung . . . 58
      C. Reparation am Sproß 68
      D. Reparation der Wurzel 70
      E. Reparation von Blättern 74

3. Kapitel. Regeneration an Kristallen 81
   1. Kristalle und Organismen 81
   2. Kristallregeneration 85
   3. Vergleich der Regeneration bei Kristallen und Organismen 92

4. Kapitel. Die physiologische oder repetierende Regeneration . 94
   1. Verlust und Ersatz epidermoidaler Gebilde bei Wirbeltieren . . . 94
   2. Häutung und verwandte Vorgänge am Arthropodenkörper 103
   3. Der Ersatz freiwillig abgeworfener Körperteile 110
   4. Borsten und Zahnersatz bei Anneliden, Mollusken und Wirbeltieren 111
   5. Zellenersatz in Drüsen und anderen Organen 117
   6. Beziehungen zwischen physiologischer, reparativer Regeneration und Wachstumsvorgängen 123

5. Kapitel. Verbreitung und Vollzug der Regeneration 126
   1. Reparationsvorgänge am Körper der Wirbeltiere 126
   2. Tunicaten 139
   3. Mollusken 141
   4. Arthropoden 149
   5. Bryozoen, Pterobranchier, Phoroniden und Enteropneusten 154
   6. Echinodermen 158

Seite

7. Würmer 167
Anneliden 167
Rotatorien 172
Nematoden 172
Turbellarien 173
Nemertinen 177
8. Coelenteraten 179
Hydroiden 179
Siphonophoren 183
Scyphomedusen 183
Anthozoen 184
Ctenophoren 185
9. Poriferen 186

6. Kapitel. Regeneration und Fortpflanzung 188
1. Die Bedeutung der Regeneration für die Teilung und Knospung . . 188
2. Die Einwirkung regenerativer auf Fortpflanzungsvorgänge 196
3. Regeneration und Keimzellenersatz 199

7. Kapitel. Selbstverstümmelung, Autotomie 207
1. Verbreitung und Vollzug der Autotomie 207
Coelenteraten 207
Bryozoen 208
Echinodermen 208
Plattwürmer 208
Anneliden 209
Mollusken 210
Arthropoden 210
Autohämorrhöe (Blutspritzen) 215
Wirbeltiere 216
2. Zum Wesen der Autotomie 219

8. Kapitel. Die Regeneration eine ursprüngliche oder Anpassungserscheinung 224

9. Kapitel. Die Regeneration der Gewebe und Organe 231
1. Wundverschluß und Wundheilung 232
2. Narbenbildung und Ersatzgewebe 241
3. Hautregeneration 244
4. Regeneration von Schleimhäuten (Epithelien) 246
5. Bindegewebsregeneration 246
6. Regeneration des Fettgewebes 249
7. Knorpel- und Knochenregeneration. Pseudarthrosen 249
8. Regeneration der Gelenke 265
9. Regeneration der Gefäße 270
10. Regeneration der Muskeln 272
11. Ganglien- und Nervenregeneration 277
12. Regeneration der Sinnesorgane 282
13. Regeneration der Kiemen 284

Seite
14. Regeneration des Darmkanals und seiner Anhänge 286
Regeneration der Leber 288
Regeneration des Pankreas 289
Regeneration der Speicheldrüsen 289
15. Schilddrüse, Thymus, Nebennieren, Lymphdrüsen und Milz . . . 289
16. Nierenregeneration 290
17. Regeneration der Genitalorgane 291

10. Kapitel. Die Herkunft des Regenerationsmaterials 294
1. Neubildungsmaterial bei Coelenteraten und Turbellarien 294
2. Herkunft des Bildungsmaterials bei der Organerneuerung der Nemertinen 297
3. Neubildung von Organen und Neoblasten bei den Anneliden . . . 298
4. Die Neubildung des Vorderdarms bei Phoronis 307
5. Abweichende Herkunft des Regenerationsmaterials bei anderen Tieren 307
6. Verschiedene Lieferung des Regenerationsmaterials bei Wirbeltieren 308
Extremitäten 308
Augen 311
7. Metaplasie 319
8. Schlußfolgerungen und Allgemeines 323

11. Kapitel. Anlage, Ausgestaltung und Richtung des Regenerats 326
1. Entstehungsursachen und Differenzierung des Regenerats 326
2. Beeinflussung der Stellung des Regenerats durch die Richtung der Wundfläche 330
3. Gestaltung des Regenerats im Hinblick auf die Beziehungen der Wundfläche zu den Körperregionen 333
4. Wiedereinrichten der durch den Einfluß der Wundfläche in anormale Lage gelangten Regenerate 336

12. Kapitel. Umgestaltung und Wachstumsvorgänge. Regulation und Restitution 341
1. Verlagerung und Umgestaltung von Körperteilen 341
2. Regulation und Restitution 346
3. Regulations- und Restitutionsvorgänge an Pflanzen 354

13. Kapitel. Reduktion und Restitution 362
1. Regulatorische Reduktionen 362
2. Zur Frage der Um- und Rückdifferenzierung 366
3. Atrophie 373
4. Reduktion zur Einleitung von Ruhezuständen 375
5. Reduktion infolge von Hungerwirkung. „Umkehr der Entwicklungsvorgänge“ 379
6. Regulatorische Reduktion bei Pflanzen. Rückdifferenzierung und Äquipotentialität der Zellen 386

14. Kapitel. Kompensatorische Regulation 392
1. Kompensatorische Regulation und Hypertrophie bei Pflanzen . . . 392
2. Kompensatorische Regulation bei Tieren 394
3. Kompensatorische Hypertrophie bei Tieren 398

Seite

15. Kapitel. Atypische Regeneration 401
1. Mangelnde und unvollständige Regeneration. Subregeneration . . . 401
2. Superregeneration 413
A. Doppel- und Mehrfachbildungen 413
a) Doppel- und Mehrfachbildungen an Körperanhängen . . . 415
α) An den Körperanhängen niederer und höherer Tiere . . 415
β) An den Extremitäten der Gliedertiere 416
γ) An den Gliedmaßen der Wirbeltiere 420
δ) Auf natürlichem Wege entstandene Doppel- und Mehrfachbildungen der Wirbeltiergliedmaßen 426
b) Doppel- und Mehrfachbildungen am Körperstamm 430
α) Am Hinterende 430
β) Am Vorderende 443
γ) Doppelbildungen am Vorder- und Hinterende. Den größten Teil des Körpers umfassende Doppelbildungen 451
δ) Doppel- und Mehrfachbildungen innerer Organe. Situs inversus 458
Verdoppelung der Linse im Wirbeltierauge 458
Doppelbildungen an den Begattungsorganen von Insekten 459
Die Polypharyngie der Planarien 461
Doppel- und Mehrfachbildungen von Organanlagen bei Echinodermenlarven 462
Verdoppelung der Milchdrüsenanlagen bei Säugetieren . 463
Situs inversus 463
ε) Doppel- und Mehrfachbildungen am Körperstamm der Coelenteraten und an Antimeren der Echinodermen . . 466

16. Kapitel. Atypische Regeneration. Abweichend gestaltete an Stelle normaler Gebilde. Homöosis 473

17. Kapitel. Regeneration und Polarität. Heteromorphosis . . . 487
1. Die Polarität tierischer und pflanzlicher Zellen im Hinblick auf die Regeneration 488
2. Die Polarität und ihre Abänderungen bei den Pflanzen 491
A. Die Umkehr und sonstige Beeinflussung der Polarität 491
B. Die Nährstoffströme und die Polarität 502
C. Die Polaritätsabänderungen bei niederen Pflanzen 505
3. Heteromorphose bei Tieren 510
A. Coelenteraten 511
B. Planarien 516
C. Anneliden 520
D. Heteromorphose bei anderen, besonders höherstehenden Tieren . 524
E. Polarität und Heteromorphose 526

18. Kapitel. Atavismus in der Regeneration 530
1. Atavistische Züge in der Extremitäten-Regeneration der Arthropoden 530
2. Atavismus in der Regeneration und Entwicklung der Wirbeltiergliedmaßen 534
3. Der bei der Regeneration des Eidechsenschwanzes angenommene Atavismus 535

Seite

4. Als Rückschläge angesehene Erscheinungen in der Regeneration anderer Tiere 535

19. Kapitel. Regeneration und Entwicklung. Embryonale und larvale Regeneration 539

20. Kapitel. Regeneration und Wachstum 549

21. Kapitel. Regeneration und Organisation 557

1. Die Beziehungen der Regeneration zur Organisationshöhe 557
2. Das Verhalten der Tiere mit Zellkonstanz zur Regeneration . . . 561
3. Regeneration in verschiedenen Körperregionen 564
   A. Coelenteraten 564
   B. Echinodermen 566
   C. Planarien und Nemertinen 567
   D. Anneliden 568
   E. Arthropoden 571
   F. Fische und Amphibien 572
4. Verbesserung und Wiederholung der Regeneration 573
   A. Arthropoden 573
   B. Anneliden 574
   C. Planarien und Coelenteraten 576
   D. Tunicaten und Vertebraten 578
5. Die Regenerationsfähigkeit kleinster Teilstücke 579
   A. Coelenteraten 579
   B. Planarien und Nemertinen 581
   C. Anneliden 583
6. Regeneration nach Dissoziation und Reunion 584

22. Kapitel. Regeneration und Nervensystem 593

A. Das Verhalten des Nervensystems zur Regeneration in den verschiedenen Abteilungen des Tierreichs 594
   1. Turbellarien 594
   2. Anneliden 596
   3. Arthropoden 600
   4. Echinodermen 602
   5. Mollusken 604
   6. Vertebraten 605
B. Die Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration 618

23 Kapitel. Regeneration und Reizwirkung 621

1. Formativer und funktioneller Reiz 621
2. Andere für die Regeneration in Betracht kommende Reize 625
3. Beschleunigter Verlauf der Regeneration bei Anwendung von Stimulationsmitteln 627
4. Reizwirkung und Reizempfänglichkeit in verschiedenen Körperregionen und Zuständen 630

24. Kapitel. Innere Faktoren der Regeneration 639

1. Bedeutung der Verletzung und des Wundmaterials für die Regeneration 639
2. Der Einfluß des Ganzen auf die Ausbildung des Regenerats . . . 642
3. Die Bedeutung der Funktion für die Ausgestaltung des Regenerats . 647

Seite

4. Regenerationsenergie 648
5. Regeneration und Ernährungszustand 650
6. Regeneration und Alter 655
7. Regeneration und Fortpflanzungszustand 659
8. Organ- und formbildende Stoffe, Hormone, Wundhormone und Inkrete 669

25. Kapitel. Äußere Faktoren der Regeneration 681
1. Abhängigkeit von der Umgebung 683
2. Kontaktwirkung 687
3. Schwerkraftwirkung 689
4. Einfluß der Temperatur 694
5. Einfluß des Sonnenlichtes und anderer Strahlen 696
6. Elektrische und chemische Einflüsse 708

26. Kapitel. Ergebnisse und Schlüsse 710

Schriftenverzeichnis 733

Namen- und Sachverzeichnis 798

Einleitung

Allgemeines und Geschichtliches

Unter Regeneration versteht man die Fähigkeit der Organismen, verloren gegangene Teile des Körpers zu ersetzen; sie ist eine weitverbreitete Erscheinung, die sowohl den Pflanzen wie den Tieren zukommt und je nach der Organisation recht verschieden verläuft. Manche dieser Regenerationserscheinungen sind uns sehr geläufig, ohne gewöhnlich als solche gewertet zu werden. Von unserem eigenen Körper lösen sich ständig Teile ab, die andauernd durch Neubildungen ersetzt werden, so die vertrocknenden, sich abschuppenden äußersten Schichten der Oberhaut, die ausfallenden Haare, in früher Jugend die ersten Zähne, das Milchgebiß, das durch die bleibenden Zähne ersetzt wird. In noch auffallenderer Weise und in weit höherem Maße tritt uns dieselbe Erscheinung bei den Tieren in Form des Haarwechsels der Säugetiere, der Mauserung bei den Vögeln oder der Häutung der Reptilien entgegen, in welchen Fällen sehr erhebliche Teile des Körpers innerhalb kurzer Zeit abgestoßen und durch andere ersetzt werden. Eingreifender und gewaltsamer erscheint uns das Abwerfen des Hirschgeweihs, indem bei diesem merkwürdigen Vorgang ein sehr umfangreicher Körperteil plötzlich entfernt und im Verlauf verhältmäßig kurzer Zeit im gleichen oder größeren Umfang neu gebildet wird.

Diese und andere Erscheinungen ähnlicher Art sind Vorgänge, die in den Ablauf des gewöhnlichen physiologischen Geschehens am Körper gehören. Bei anderen damit in gewissen Beziehungen stehenden Erscheinungen ist dies nicht der Fall; sie treten nur gelegentlich ein und an sie pflegt man in erster Linie zu denken, wenn von Regeneration die Rede ist, d. h. jener repetierenden, physiologischen Regeneration steht eine akzidentelle, reparative Regeneration gegenüber, die wir ebenfalls an unserem eige-

nen Körper wahrnehmen, wenn auch nicht für gewöhnlich und andauernd, sondern nur gelegentlich und zufällig. Werden, wie es bei beiden Arten der Regeneration zumeist geschieht, die verlorenen Teile in annähernd oder völlig gleicher Weise neu gebildet, so spricht man von Homomorphosen im Gegensatz zu den Heteromorphosen, bei denen an Stelle der abgetrennten ganz andersartige Teile auftreten.

Wenn irgendwo am Körper durch eine Verletzung eine Wunde entstand, wodurch Teile der Oberfläche (Haut, Bindegewebe, Muskulatur, Gefäße, Nerven) entfernt wurden, so sehen wir diese Wunde sich schließen und allmählich gänzlich verheilen, so daß keine oder nur unbedeutende Anzeichen der Verletzung zurückbleiben. Das Verlorene ist ersetzt, die abhanden gekommenen Teile sind neu gebildet, regeneriert worden. Obwohl diese Neubildungen an unserem wie an dem Körper anderer höherer Organismen nicht sehr beträchtlich sind und der Ersatz verlorener Teile nur in verhältnismäßig beschränktem Maße eintritt, so ist er jedenfalls als solcher vorhanden und das gleiche gilt für die anderen, auch für die niedersten Organismen, denn die einzelligen Tiere und Pflanzen sind ebenso wie die höchststehenden befähigt, verloren gegangene Teile des Körpers neu zu bilden.

Also ist die Regenerationsfähigkeit des Körpers wie gesagt eine sehr verbreitete Erscheinung und muß sich dementsprechend je nach der verschiedenartigen Organisation der betr. Tiere und Pflanzen auf recht verschiedene Weise vollziehen. Allerdings ist nicht jeder Ersatz verlorener Teile unter den Begriff der Regeneration zu rechnen. Bei den Pflanzen und zwar auch bei den höchststehenden ist es eine sehr bekannte Erscheinung, daß recht umfangreiche Teile, ganze Äste und wohl auch die gesamte Krone eines Baumes zerstört und wieder neu gebildet werden können. Die Möglichkeit hierzu beruht auf dem Vorhandensein von Neubildungsherden, die unschwer als ruhende Knospen zu erkennen sind und zur Entfaltung gelangen, wenn die Notwendigkeit dafür eintritt. Die Neubildung pflegt nicht wie bei den Tieren von der Wundstelle auszugehen, sondern erfolgt an ihrem Rand und sogar in ziemlicher Entfernung, anscheinend ganz unabhängig von ihr. Darin liegt also ein ziemlich weitgehender Unterschied; nichtsdestoweniger sieht man grundsätzlich übereinstimmende Vorgänge auch bei der tierischen Regeneration eine Rolle spielen, indem Gruppen embryonaler, also noch indifferenter Zellen (als Reserven von der Embryonalentwick-

lung her) aufgespart bleiben, um in Tätigkeit zu treten, wenn sich die Notwendigkeit dazu ergibt, d. h. wenn Teile des Körpers auf irgendwelche Weise verloren gingen und neue Materialien zu liefern sind. Aber diese vermeintlichen Reserven sind nur selten zu erkennen, meist kaum oder überhaupt nicht wahrzunehmen, und es erscheint ziemlich sicher, daß sie bei der Regeneration vieler Tiere fehlen. Jedenfalls handelt es sich bei ihnen nicht um leicht erkennbare Anlagen, wie sie die Ruheknospen der Pflanzen gewöhnlich darstellen. Die Erscheinung pflegt so zu verlaufen, daß indifferentes, sich durch Zellteilungen immer weiter vermehrendes Gewebe auftritt und zu einer ansehnlichen Masse wird, aus der sich allmählich die neu entstehenden Gewebe, Organe und Körperteile herausbilden.

Ob nun bei diesem Vorgang eine Umdifferenzierung von Zellen oder die Neubelebung vorhandener Reserven in Frage kommt, auf jeden Fall spielen Zellteilungen die wesentliche Rolle. Dadurch ist auch ein scharfer Gegensatz zwischen den am Körper der Vielzelligen und Einzelligen ablaufenden Regenerationsprozesse gegeben. Bei den letzteren können es nur Wiederherstellungen verlorener Teile des Zellkörpers, d. h. Reparationen des Cytoplasmas unter Beteiligung des Kernes sein, denn kernlose Teilstücke sind nur unvollkommen oder überhaupt nicht regenerationsfähig. Bei den Vielzelligen kommen dagegen für die Regeneration mehr oder weniger umfangreiche Zellenkomplexe in Frage.

Nicht nur solche Zellen, in denen sich wie bei den Protisten alle Lebensvorgänge abspielen, sondern auch Zellen des vielzelligen Körpers, in denen eine Differenzierung der morphologischen und physiologischen Eigenschaften eingetreten ist, besitzen unter Umständen noch Regenerationsvermögen. Somit erscheint dieses als eine Eigentümlichkeit der Zelle selbst, die ihr von Anfang an zukam. Auffallend ist dabei, daß mit steigender Organisationshöhe die Regenerationsfähigkeit nachläßt. Man findet sie recht gut entwickelt bei Protozoen, denn verhältnismäßig ganz kleine Stücke eines Infusors vermögen den ganzen Körper zu vervollständigen, wenn sie nur kernhaltig sind. Bei niederen Metazoen (Coelenteraten und Würmern) kann die Regenerationsfähigkeit eine sehr weitgehende sein, wie das Verhalten der Polypen, Planarien und Anneliden zeigt. Auch Gliedertiere und Weichtiere können noch ziemlich regenerationsfähig sein, indem die ersteren ganze Extremitäten wiederherstellen, was auch noch bei Wirbeltieren möglich ist, denn der Glied-

maßenersatz der Salamander ist ein beliebtes Beispiel für weitgehende Regeneration. Aber aufsteigend in der Wirbeltierreihe sehen wir die Regenerationsfähigkeit schon sehr bald beträchtlich abnehmen; zwar kennen wir bei den Reptilien noch den Ersatz des abgelösten Eidechsenschwanzes, aber die Gliedmaßen vermögen diese Tiere nicht mehr neu zu bilden. Bei den Vögeln tritt das Regenerationsvermögen noch mehr zurück und bei den Säugetieren beschränkt es sich in der Hauptsache auf die Wundheilung.

Die fortschreitende Differenzierung des Körpers ist den Neubildungsvorgängen jedenfalls nicht günstig und möglicherweise erklärt sich daraus die auffallende Tatsache, daß einander recht nahe stehende Tiergruppen ein sehr weit gehendes oder ein ganz geringes Regenerationsvermögen aufweisen. Während der Salamander wiederholt und noch im erwachsenen Zustand die Beine neu zu bilden vermag, ist dies beim Frosch ausgeschlossen. Ähnlich verhalten sich die Gliedertiere, indem bei manchen von ihnen die Regenerationsfähigkeit größer bei anderen geringer ist. Wenn allerdings die Krebse eine besonders weitgehende Fähigkeit zeigen, abgeworfene oder sonstwie verlorene Extremitäten zu ersetzen, so ist man geneigt, dies durch ihre gegenüber den landlebenden Arthropoden (Arachnoiden, Myriapoden, Insekten) geringere Organisationshöhe und im Zusammenhang damit durch die weniger weitgehende Körperdifferenzierung zu erklären.

Damit stimmt überein, daß die erwachsenen Tiere, welchen natürlich eine höhere Differenzierung ihrer Körperteile als den jungen, zumal noch in der Entwicklung begriffenen Individuen zukommt, im allgemeinen ein weit geringeres Regenerationsvermögen als diese besitzen. Die Regenerationsfähigkeit läßt mit zunehmendem Alter nach und auch vom Menschen ist es eine ganz bekannte Erscheinung, daß bei ihm der Ersatz verloren gegangener Teile, sei es bei der physiologischen Regeneration oder bei der Wundheilung im Alter in weit beschränkterem Maß als in der Jugend erfolgt.

Will man das bis zum Extrem durchführen, so sieht man z. B. wie ein Furchungsstadium oder die Blastula eines Seeigels die verlorene Hälfte oder noch mehr wiederherstellt, während beim ausgebildeten Tier davon nicht im entferntesten die Rede sein kann. Allerdings ist die Regenerationskraft dieser Tiere, offenbar im Zusammenhang mit ihrer ganzen Organisation, im weiter entwickelten Zustand eine sehr geringe, aber auch bei den regenerationsfähigen Seesternen läßt sich, von wenigen Seesternarten abgesehen, die Re-

generationskraft des ausgebildeten Tieres mit derjenigen der Embryonalstadien nicht vergleichen. Hier sollte dieses Verhalten auch nur deshalb berührt werden, um das Vorhandensein des Regenerationsvermögens auch bei den unentwickelten Tieren, besonders bei den Embryonen hervorzuheben.

Allen diesen Vorgängen ist es gemeinsam, daß ein Verlust von Teilen eintrat, der zu ersetzen ist. Der Ersatz kann außer durch Neubildung von Material auch durch Umlagerung und Umgestaltung vorhandener Teile (Morphallaxis Morgan), sowie durch Umdifferenzierung von Zellenmaterial erfolgen (W. Roux, H. Driesch). Diese Bildungsvorgänge pflegen ineinander zu arbeiten, doch überwiegt bei der echten Regeneration die durch lebhafte Zellteilungen verursachte Neubildung von Material, so daß man in ihr ein wesentliches Merkmal der eigentlichen Regenerationsvorgänge zu sehen hat. Die Neubildungen ermöglichen es, daß der Umfang der regenerierten gegenüber den noch vorhandenen alten Teilen unter Umständen ein sehr großer sein kann, so daß die alten von den neugebildeten Teilen nicht selten um das mehrfache übertroffen werden.

Der Ersatz erfolgt gewöhnlich und nach Möglichkeit so, daß die neugebildeten den verloren gegangenen Teilen nach Form und Struktur in der Hauptsache gleichen. Mit Recht hat man sich immer wieder die Frage vorgelegt: Wie kommt es und welche Einrichtungen ermöglichen es, daß von abweichend gestalteten Partien des Körpers neue Teile in derselben Beschaffenheit wie die verlorenen wieder entstehen und wie diese im Organismus ein einheitliches Ganze bilden? Diese Frage ist besonders bedeutungsvoll und trifft den Kern des Regenerationsproblems; um ihre Lösung haben sich unmittelbar oder mittelbar, bewußt oder unbewußt die zahllosen älteren und neueren Forschungen bemüht, die auf diesem zumal in den letzten Jahrzehnten mit großem Eifer bearbeiteten Gebiet unternommen wurden. An Bedeutung gewinnt das Problem noch dadurch, daß die Regeneration oder „Wiedererzeugung" der bereits vorhanden gewesenen Teile nicht nur an den in Entwicklung begriffenen, sondern auch an völlig neugebildeten, längst geschlechtsreifen Organismen erfolgt, die ihre Entwicklung schon längst abgeschlossen haben und bei denen daher Neubildungsvorgänge eigentlich nicht zu erwarten sind.

Vorgänge so tief eingreifender Art, wie sie die Regenerationsfähigkeit mancher Tiere mit sich bringt, konnten auch ungeübteren

Beobachtern nicht lange verborgen bleiben und so sind wenigstens die auffallenderen schon recht lange bekannt. Daß an Stelle des abgeworfenen Eidechsenschwanzes zunächst ein kurzer Stummel erscheint, der allmählich zu dem langen Schwanz auswächst, mußte auffallen und diese Tatsache wird daher schon von den alten Schriftstellern, z. B. in Plinius Historia naturalis erwähnt. Freilich hat man, wie auf anderen Gebieten der Naturwissenschaften und besonders der Biologie, erst viel später einen tieferen Einblick in die wirkliche Natur der Vorgänge gewonnen.

Bewußte Regenerationsversuche mit bestimmt gerichtetem Ziel wurden bereits von Trembley (1740) mit dem Süßwasserpolypen angestellt. Damals war man eher geneigt, diese grün gefärbten Organismen trotz ihrer Eigenbeweglichkeit dem Pflanzenreich zuzuzählen. Trifft dies zu, so ist anzunehmen, daß Teilstücke von ihnen zu neuen Individuen auswachsen, was bei einem Tier nicht eintreten würde. Das Zerschneiden des Polypen zeitigte nun in der Tat dieses Ergebnis und somit schien die Pflanzennatur erwiesen, wenn nicht doch die Art der Bewegung und Ernährung Bedenken erregt hätte, die am Ende die Entscheidung zugunsten der Tierzugehörigkeit gaben. Dann blieb freilich die unerwartete Tatsache bestehen, daß der in zwei Teile geschnittene Organismus wie der einer Pflanze zu einem ganzen auswuchs und sie wurde dadurch noch weiter verstärkt, daß der Polyp mit demselben Erfolg in mehrere, ja in eine ganze Anzahl Stücke zerschnitten werden konnte, daß man ohne Schaden das Vorder- und Hinterende abtrennen oder ersteres wiederholt spalten konnte und dadurch ein mehrköpfiges Tier erhielt.

Trembleys Versuche erwiesen jedenfalls die Regenerationsfähigkeit eines Tieres und zwar in weitgehendstem Maße. Nichts lag näher, als andere Tiere daraufhin zu prüfen, und das geschah alsbald durch eine Reihe von Forschern, besonders durch Réaumur und Ch. Bonnet, wenig später auch durch Spallanzani. Auf Veranlassung des erstgenannten stellten Guettard und B. de Jussieu schon im Jahre 1741 Versuche mit marinen Polypen und Seesternen an, die deren Regenerationsvermögen erwiesen und eine weitgehende Ergänzungsmöglichkeit wahrscheinlich machten, welche Ergebnisse durch G. de Villars bestätigt wurden. Zu derselben Zeit (1741) wandte sich Bonnet bereits anderen Tieren, nämlich den im Süßwasser lebenden Ringelwürmern, wohl *Lumbriculus* zu, die ebenfalls in zwei und mehrere Stücke zerschnitten werden konnten und sich zu vollständigen Würmern ergänzten.

Desgleichen stellte Réaumur bei den Regenwürmern ein sehr weitgehendes Regenerationsvermögen fest und bestätigte außerdem Trembleys überraschende Ergebnisse an *Hydra* (1742). Wie aus seinem Werk zu entnehmen ist, waren ähnliche Versuche an Ringelwürmern zum Teil schon vorher (1739) von Lyonet und Mazolleni mit gutem Erfolg ausgeführt worden und einige Zeit später (1771) wurden diese Beobachtungen durch O. Fr. Müller weitergeführt und ergänzt. Ebenfalls an Ringelwürmern, besonders an Regenwürmern, führte Spallanzani (1768) seine sehr erfolgreichen Versuche aus, doch beanspruchen diese insofern noch weitergehendes Interesse, als sie sich auch auf höhere Tiere, nämlich auf Wirbeltiere erstreckten.

Spallanzani fand bei Schnecken eine zwar nicht sehr weitgehende, aber immerhin eine Regeneration, die zum Ersatz von Teilen des Fußes, Mantels und Kopfes, auch der Fühler führte, wie dies später von anderen Beobachtern bestätigt wurde. Bei Froschlarven und Molchen wies er eine mehrmals aufeinanderfolgende Regeneration des Schwanzes nach, wie auch die Beine junger Molche nach wiederholtem Abschneiden ersetzt wurden, und zwar mehrere gleichzeitig und der Schwanz dazu. Auch die Kiefer wurden bei diesen Versuchen neu gebildet.

Schon aus den hier gemachten kurzen Angaben ist ersichtlich, wie weitreichend bereits die Ergebnisse der ersten, auf dem Gebiet der experimentellen Morphologie arbeitenden Forscher waren. Mit glücklichem Griff fanden sie die für Regenerationsversuche besonders geeigneten Tiere heraus und man kann beinahe sagen, daß die überraschendsten Tatsachen, abgesehen von denjenigen aus dem Bereich der Entwicklungsmechanik und Transplantation, schon damals bekannt wurden. Daraus erklärt es sich, daß nach diesem vielversprechenden Anfang und bewundernswerten Aufschwung eine recht lange währende Ruhezeit eintrat, in welcher nicht einmal das Tatsachenmaterial eine wesentliche Bereicherung erfuhr. Das Auffinden jener überraschenden Erscheinungen gab noch keine Veranlassung zu jener Art der Fragestellung, wie sie erst nach mehr als einem Jahrhundert hervortrat. Die Forschungen nahmen eine ganz andere Richtung. Vielleicht lag es daran, daß man die Tiere und ihre Bestandteile noch nicht genau genug kannte. Man beschäftigte sich mit Fragen der Systematik, der reinen Morphologie und vergleichenden Anatomie, später auch mit solchen der Entwicklungsgeschichte und des feineren Baus der Tiere, zumal als die Entdeckung der pflanzlichen und tierischen Zelle nach dieser

Richtung wies. Selbst das aufrührende und anregende Auftreten Darwins brachte darin keine wesentliche Veränderung, nur daß die morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Studien sich mehr in phylogenetischer Richtung bewegten und die Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere zu klären suchten, wie die erfolgreichen cytologischen Forschungen nach der Richtung der Vererbungslehre drängten.

Im Zusammenhang mit den Fortschritten der Zellenlehre machte sich eine neue, auf ganz anderer Grundlage beruhende Richtung geltend, die kausal-analytische der sog. Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie. Zwar hatten die Vertreter der „beschreibenden" oder vergleichenden Entwicklungsgeschichte schon nach den Ursachen der Entwicklungsvorgänge gefragt, sei es, daß eine solche Beobachtungsweise sich durch den Verlauf der Entwicklungserscheinungen von selbst aufdrängte, sei es, daß diese Art der Fragestellung eine bewußte, auf die Ergründung der Ursachen gerichtete war. Abgesehen davon, daß jeder Entwicklungsvorgang seine Ursache in dem vorhergehenden oder in der Beschaffenheit der Ausgangszelle, des befruchteten Eies hat und diese Erkenntnis sich häufig von selbst aufdrängt, mußte man den Einfluß der Temperatur und anderer äußerer Bedingungen wahrnehmen, ebenso wie denjenigen des Dottergehalts der Eier und anderes. Wie ein Vorausnehmen entwicklungsmechanischer Betrachtungsweise erscheint das Prinzip der organbildenden Keimbezirke von W. His, wonach die Organe der späteren Embryonalstadien und also auch des ausgebildeten Tieres bei den Wirbeltieren ihre vorgebildete Anlage in der Keimscheibe des Eies haben und auf diese zurückgeführt werden können. Diese Beziehungen bestimmter Bezirke des in Entwicklung begriffenen oder unentwickelten Eies zu den einzelnen Regionen des Körpers wurden später durch die experimentelle Forschung bestätigt.

Weit früher als an den Tieren, abgesehen von der Physiologie des Menschen und der Wirbeltiere, wurden an Pflanzen physiologische Versuche in zielbewußter Weise angestellt. Allerdings führte die rein biologische Beobachtung der Pflanzen schon nach dieser Richtung, wie auch ihr Gebundensein an die Unterlage und die verhältnismäßig einfache und übersichtliche Organisation das Anstellen solcher Versuche erleichterte. Die Untersuchungen und allgemeinen Darstellungen von J. Sachs und W. Pfeffer übten einen großen Einfluß auf die Inangriffnahme und Förderung ähnlicher Probleme bei den Tieren aus. Besonders gilt dies für die ungemein

erfolgreichen Versuche von J. Löb (1891 und 92) über den sehr verschiedenartigen Ersatz von Teilen nach deren Entfernen unter ganz bestimmten Gesichtspunkten; später schlug Löb freilich unter dem Einfluß der glänzenden Ergebnisse auf dem Gebiet der Cytologie eine andere, noch erfolgreichere Richtung experimenteller Forschung ein, wie man aus seinen allbekannten Versuchen über die künstliche Parthenogenesis weiß.

Schon früher (1883) hatten E. Pflüger und vor allem W. Roux durch die mit ganz bestimmter Fragestellung am Froschei unternommenen Versuche die neue Richtung in ebenso bewußter wie erfolgreicher Weise eingeleitet. Ihm folgte H. Driesch (1891) mit seinen an anderen Objekten, bald auch mit anderer Fragestellung und anderen Gesichtspunkten angestellten entwicklungsmechanischen Studien. Die von den beiden genannten wie von zahlreichen anderen Forschern weitergeführten experimentellen Untersuchungen förderten eine Menge zum Teil recht unerwarteter und höchst überraschender Tatsachen zutage, wie aus den bald in reicher Fülle einander folgenden Schriften von W. Roux, H. Driesch, J. Löb, Th. Boveri, C. Herbst, H. E. Ziegler, E. B. Wilson, Th. Morgan, H. Przibram, H. Spemann und zahlreichen anderen erfolgreichen Bearbeitern dieses von vornherein so aussichtsreichen Gebietes zu entnehmen ist.

Eine erhebliche Zahl der angestellten Versuche und zwar mit der ergebnisreichsten beruht auf dem Anbringen von Verletzungen und Entfernen von Teilen des Eies oder der Entwicklungsstadien. Findet ein Ersatz statt, so nähern sich die Vorgänge denen bei der Regeneration. Schon daraus ergab es sich, daß auch die ausgebildeten Tiere in den Kreis dieser Betrachtungen und Versuche gezogen wurden. So konnte es nicht ausbleiben, daß durch die neue Richtung in der Zoologie auch die Regenerationsprobleme eine lebhafte Förderung erfuhren und dieser Teil der experimentellen Forschung ebenfalls einen kräftigen Aufschwung nahm. Die in den letztvergangenen Jahrzehnten auf diesem Gebiet geleistete Arbeit ist eine ungemein reiche. Die fortschreitende Kenntnis der einzelnen, auch der niederen Tiere und ihrer Organisation erlaubte es, diese Fragen auch bei den Einzelligen zu verfolgen; ihre Bearbeitung erstreckte sich nun in der Tat von diesen bis hinauf zu den Säugetieren und dem Menschen. Es handelte sich nicht mehr allein darum, den Ablauf der Erscheinungen zu studieren, sondern man fragte nach ihren Ursachen und suchte sie auf experimentellem Wege zu beeinflussen. Daraus ergab sich nicht nur eine Ver-

tiefung in der Auffassung der bis dahin schon bekannten Regenerationsvorgänge, sondern man stieß auf ganz neuartige Erscheinungen und suchte diese mit den übrigen in Beziehung zu bringen. Dadurch ergab sich die Kenntnis einer Fülle von neuen Tatsachen, die mit den bisher bekannten im nachfolgenden zu behandeln sein werden. Von verschiedenen Standpunkten ausgehende Übersichten werden in den zusammenfassenden Darstellungen von D. Barfurth (1891—1916), L. Aschoff (1895), H. Driesch (1898—1906), F. Marchand (1901), Th. Morgan (1901 und 1907), E. Korschelt (1907), H. Przibram (1909), B. Dürken (1919) gegeben. Solche, die einzelne Abschnitte des weiten Gebietes behandeln, werden in den entsprechenden Kapiteln zu nennen sein. Über die Methoden der Regeneration und Experimentalzoologie haben sich so erfahrene Forscher wie Barfurth (1921) und Przibram (1921) eingehend geäußert.

1. Kapitel

Regeneration an Zellen und Einzelligen

Noch immer betrachten wir die Zellen als diejenigen Bestandteile des Organismus, in denen sich im Grunde die Lebensvorgänge vollziehen. Die Zelle erscheint uns als ein in sich abgeschlossener Organismus, der unter Umständen für sich lebensfähig ist und der demnach alles zu leisten vermag, was zum Leben gehört. Daher muß es auch für die hier zu behandelnden Fragen von Wichtigkeit sein, wie sich die Zelle dazu verhält, d. h. ob sie für sich Regenerationsfähigkeit besitzt und wie weit sich diese erstreckt.

Die Zellen des Metazoenkörpers sind zur Lösung dieser Frage wenig geeignet, teils ihrer geringen Größe wegen, hauptsächlich aber auch deshalb, weil sie sich in einem festen Verband befinden oder weil sie, wenn dies nicht der Fall ist, wie bei den Blutzellen oder Spermatozoen wegen ihrer Kleinheit und weitgehenden Differenzierung zu Versuchszwecken gänzlich unbrauchbar sind. Ganz besondere Verhältnisse bieten die Nervenzellen, d. h. nicht die eigentlichen Zellen selbst, sondern ihre Fortsätze, die Nervenfasern. Wie diese bei der Entwicklung von der Ganglienzelle auswachsen, so auch bei der Regeneration. Wird ein Nerv durchschnitten, so geht der periphere Teil zugrunde, aber von dem mit der Ganglienzelle in Verbindung stehenden Stumpf erfolgt eine Neubildung, d. h. ein Auswachsen des alten zur Bildung eines neuen Nerven (Fig. 1), der sich verzweigt und wie bei der Entwicklung mit Endverdickungen (Wachstumskeulen) vordringt. Bekannt sind Harrisons Versuche des Auswachsens explantierter, in Kulturflüssigkeit gehaltener Ganglienzellen des Froschrückenmarks zu langen Fortsätzen (Nervenfasern).

Sehr günstig für die experimentelle Behandlung erwiesen sich andere, normalerweise zur Ablösung vom Zellverband des Organismus gelangende Zellen, nämlich die Eizellen, die nicht nur wegen

ihres beträchtlichen Umfangs, sondern auch wegen ihrer andauernden Lebensfähigkeit und Selbständigkeit dafür besonders geeignet erscheinen. Allerdings gehören die an Eizellen ausgeführten Versuche in das Gebiet der Entwicklungsmechanik, auf dem sie sich als sehr ergebnisreich erwiesen; hier sei nur erwähnt, daß es gelang, Eier zu verletzen, Teile von ihnen zu schädigen oder abzulösen und daß die so behandelten Eier oder ihre Bruchstücke, die bis zu einer sehr geringen Größe (bis zu $^1/_{20}$) herabgehen konnten, sich als entwicklungsfähig erwiesen. Da aus solchen geschädigten Eiern oder ihren Bruchstücken vollständige, nur entsprechend kleinere Embryonen bzw.

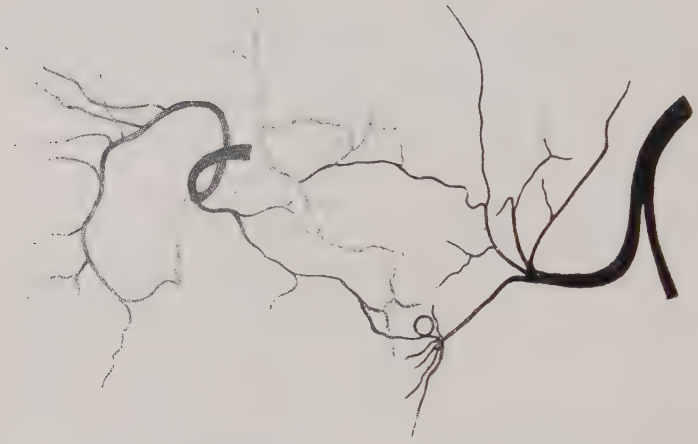


Fig. 1. Auswachsen des durchschnittenen (proximalen) Endes eines Hautnerven des Frosches in das Bereich des abgeschnittenen, degenerierenden (distalen) Endes des Nerven; der auswachsende Nerv (rechts) ist dunkel, der degenerierende (links) heller gehalten (nach A. Kühn)

Larven hervorgingen, so ist eine Wiederherstellung ihrer Struktur nach geschehener Verletzung anzunehmen und der Vorgang kann von diesem Standpunkt aus als Regeneration angesehen werden (vgl. hierzu Kap. 19).

Bei den genannten Versuchen vollzieht sich die Ergänzung an der Eizelle selbst; bei Verletzung und Zerlegung von Furchungs- und späteren Entwicklungsstadien kommt es gewiß ebenfalls zur Ergänzung verletzter Zellen. Inwieweit dabei eine Neubildung von Substanz stattfindet, ist schwer zu sagen. In der Hauptsache wird es sich bei den embryonalen Zellen wie bei der Eizelle um eine Herstellung der Gestalt und Struktur, also um eine

Umgestaltung vorhandener Teile handeln, doch kann es keinem Zweifel unterliegen, daß auch Neubildungsvorgänge an der Zelle selbst stattfinden. Für deren Feststellung sind allerdings die pflanzlichen Zellen und die einzelligen Tiere geeigneter.

1. Wundheilung und Ersatz von Teilen bei Pflanzenzellen

Ähnlich wie bei den Metazoen sind Regenerationserscheinungen auch an den Zellen der höheren Pflanzen recht selten. „Gleichviel ob die Folgen des Plasmaverlustes die Hauptrolle spielen und dieser von den verhältnismäßig kleinen Zellen nicht ertragen werden kann oder ob die Berührung des bloßgelegten Plasmas mit der Außenwelt zerstörend wirkt oder ob andere Faktoren den Ausschlag geben, jedenfalls gehen fast immer die verletzten Zellen zugrunde, ohne ihre Membranen ausgeheilt zu haben", sagt E. Küster (S. 160, 1925). Immerhin gibt es Ausnahmen von dieser Regel. Eine solche bilden die Brennhaare der Brennesseln, die zum Ersatz der abgebrochenen Spitze von der Bruchstelle aus eine neue zartwandige und nicht ganz regelmäßige Spitze entstehen lassen (Fig. 2). Als weiteres Beispiel für Zellenregeneration bei höheren Pflanzen führt E. Küster nach Tison die Milchröhren des Maulbeerbaums an, die nach Verletzung (beim Blattfall) ebenfalls durch Bildung von Membrankappen ausheilen.

Fig. 2 Brennhaar von *Urtica dioica* mit abgebrochener und in Wiederherstellung begriffener Spitze (nach E. Küster)

Überhaupt handelt es sich bei der Regeneration der Pflanzenzelle in der Hauptsache um den Ersatz der für sie so ungemein wichtigen Zellmembran. Bekannt sind in dieser Beziehung besonders die Versuche von Klebs u. a. an Blättern von *Helodea*, an Wurzelhaaren und Pollenschläuchen verschiedener Dicotylen, an Zellen von Moosblättern, Farnprothallien und Algen. Besonders geeignet für derartige Versuche sind die aus verhältnismäßig großen Zellen bestehenden Siphoneen. Wird ein Faden einer solchen Alge, z. B. von *Derbesia* (Fig. 3) zerschnitten, so dringt zunächst Zellensaft mit verschiedenen Inhaltskörpern, darunter kuglig und fasrig geformte Eiweißstoffe heraus (Fig. 3 *A*—*C*). Die verwundeten Plasmakörper ziehen sich zurück und die Wundstellen sind an ihnen deutlich wahrzunehmen, doch beginnen sie bald zu verheilen (Fig. 3 *A*—*C*). Die Wundstellen erscheinen nunmehr wieder abgerundet;

der vorher geschwundene Turgor stellt sich alsbald wieder ein. Im Cytoplasma finden lebhafte Strömungen statt, wodurch die Chlorophyllkörper erst von der Wundstelle weggeschafft und nachher wieder an die neugebildete Kuppe hingebracht werden (Fig. 3 *B* u. *C*). Die Zelle ist also bemüht, den durch die Verletzung gestörten Cytoplasmabau wieder in Ordnung zu bringen.

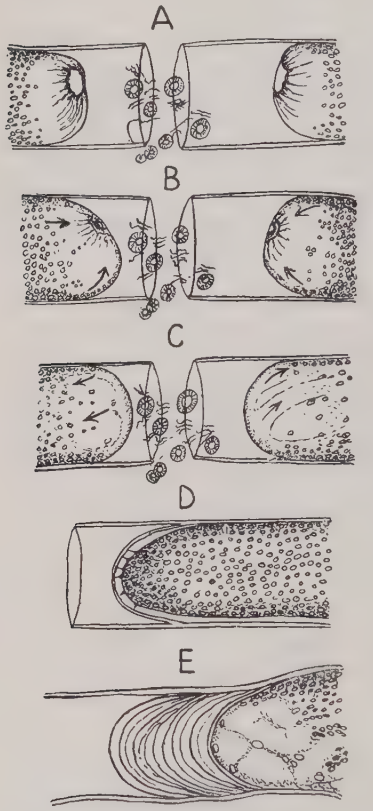


Fig. 3. Wundheilung an den beiden Teilen eines mit der Scheere durchschnittenen *Derbesia*-Schlauches mit Verengerung und Schließen des Wundrings *A* nach 2 Minuten, *B* nach 5 Minuten, *C* nach 15 Minuten. Strömungen im Protoplasma und Verlagerung der Chlorophyllkörper. *D* mit neugebildeter Kuppen-Membran, nach 1 Tag, *E* mit geschichteter Membrankappe infolge stetigen Zurückweichens des Cytoplasmakörpers (nach P. Klemm)

Dies geht auch aus den von E. Heitz (1925) an den regenerierenden Zellen von Lebermoosblättern gemachten Beobachtungen hervor. Kern, Protoplasma und Chloroplasten der regenerierenden Zellen erfahren gewisse Veränderungen in Lage, Struktur und Größe, die auf eine Regulation im Sinne der Wiederherstellung dieser Zellen hinauslaufen und sie in einen annähernd embryonalen Zustand versetzen, um die Neubildungsvorgänge zu ermöglichen.

Indem an der Protoplasmakuppe jener vorher betrachteten Zellen (Fig. 3) nach Verlauf einiger Stunden eine neue Membran abgeschieden wird und diese sich an die alten Zellwandteile anlegt, wird der Abschluß wiederhergestellt (Fig. 3 *D*). Diese letztere Bildung tritt dann besonders deutlich hervor, wenn sich der Cytoplasmakörper schrittweise zurückzieht und infolgedessen eine geschichtete Zellulosekappe entsteht (Fig. 3 *E*).

Die Membranbildung erfolgt in weit größerem Umfang, wenn durch Plasmolyse der Zellkörper völlig von der Membran abgelöst und dadurch zum Abscheiden einer neuen Zellhaut veranlaßt wurde, wie es bei den bekannten Versuchen von Klebs geschah (Fig. 4 *A* u. *B*).

Im Hinblick auf die noch zu besprechenden Regenerationsvorgänge an Protozoen, ist besonders hervorzuheben, daß dem Zellkern eine wichtige Bedeutung für die Membranbildung zukommt. Zwar sind auch kernlose Cytoplasmateile unter Umständen in der Lage, eine neue Zellhaut abzuscheiden, doch scheint es, als ob dies besonders bei jungen oder solchen Zellen geschehen könne, an denen vor der Abtrennung die betreffenden Vorgänge gewissermaßen schon in Gang gekommen und die zu ihrer Ausführung nötigen Stoffe vorhanden waren (Palla, Aqua nach E. Küster). Nach den älteren

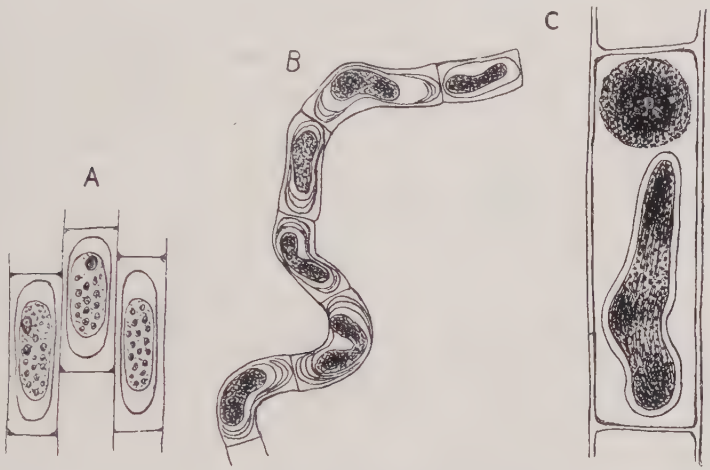


Fig. 4. Bildung der neuen Zellmembran *A* als zartes, aber scharf umschriebenes Häutchen an Zellen von Blättern der *Helodea canadensis* nach Plasmolyse mit Zuckerlösung und späterer Einwirkung von Salpetersänre, *B* Zygnemafaden nach Plasmolyse mit neu gebildeten, an den Enden der Protoplasten mehrfach geschichteten Zellhäuten, *C* Zelle eines Zygnemafadens nach Plasmolyse in konzentrierter Zuckerlösung und Zerfall des Protoplasten in ein kernhaltiges, die neue Membran bildendes, sowie in ein kernloses, kuglig abgerundetes Stück (nach Klebs)

von Schmitz und Klebs an Siphonocladiaceen und Zygnemaceen angestellten und in etwas anderer Richtung von Haberlandt bestätigten Beobachtungen über den Einfluß des Kernes auf die Membranbildung können Bruchstücke von Zellen sich nur dann zu lebensfähigen, selbständigen Zellen ergänzen und eine Membran um sich bilden, wenn sie im Besitz von Kernen sind. Kernlose Zellenteile können zwar recht lange ihr Leben fristen und unter dem Einfluß des Lichtes sogar in ihren Chromatophoren Stärke bilden, aber die Neubildung der Membran und damit die dauernde Lebensfähigkeit ist ihnen versagt (Fig. 4 *C* und Fig. 5 *A*).

Kernlose Teilstücke einer Zelle können dann zur Membranbildung übergehen, wenn eine Verbindung durch Protoplasmafäden mit dem kernhaltigen Teilstück oder mit anderen Zellen besteht (Fig. 5 *B*). Mit dem Wegfallen dieser Verbindung erlischt die Fähigkeit zur Membranbildung, wodurch der Einfluß des Kernes auf die Neubildungsvorgänge in sehr augenscheinlicher Weise hervortritt (Klebs, Townsend).

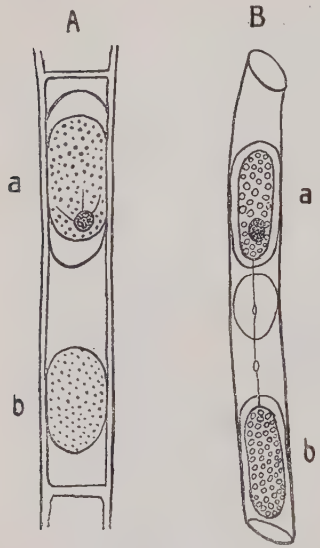


Fig. 5. *A* Zelle eines Kelchblatthaares von *Gaillardia lanceolata* nach 48stündiger Behandlung mit 18 %iger Rohrzuckerlösung, zwölf Stunden nach der Plasmolyse abgeschnitten, mit Plasmaverbindung zwischen den Protoplasmateilen; *a* kernhaltiger, *b* kernloser Teil des Protoplasten, in *A* ohne, in *B* mit Zellmembran (nach Townsend)

Zur Isolierung einzelner Zellen aus der Zellverbindung, zur Wiederaufnahme der Zellverteilung und Wiederherstellung des Ganzen aus der einen Zelle kann es durch Zerstörung aller übrigen Zellen des jungen, noch fadenförmigen Farnprothalliums kommen (Fig. 36 u. 37, S. 57 u. 58). Dabei handelt es sich zwar nicht um die Regeneration der Zelle selbst, aber um die Neubildung der ihr benachbarten Zellen (Göbel, Linsbauer 1926).

Eine eingehende Behandlung der reparativen Vorgänge an der Pflanzenzelle findet sich bei E. Küster (1925), wo auch die Frage aufgeworfen wird, wie es sich mit der Wiederherstellung der übrigen Zellbestandteile, d. h. des Cytoplasmas und des Kerns verhält. Insofern Zellen, deren Wunden durch Membranbildung heilten, ein weiteres Wachstum zeigen und auch sonst funktionstüchtig sind, muß auch ihr Protoplast wieder in Ordnung gekommen sein und es werden in dieser Hinsicht ähnliche Verhältnisse obwalten, wie wir sie sogleich von den Protozoen zu behandeln haben.

2. Regenerationsvorgänge an einzelligen Tieren

Die Protozoenzelle kann eine recht weitgehende Regenerationskraft aufweisen, und zwar gilt dies sowohl für sehr einfach organisierte wie hoch differenzierte Protozoen. Regenerationsfähig sind ebensowohl die Amöben wie die Infusorien. Dahin gerichtete Versuche sind schon vor langen Jahren durch K. Brandt, M. Nussbaum, A. Gruber, Verworn, Balbiani, Hofer angestellt und später durch Lillie, Morgan, Prowazek, Stevens, Stolc, Calkins, Ishikawa, Sokoloff

u. a. fortgesetzt worden. Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse bei den skelettlosen und schalenlosen Wurzelfüßern.

A. Regeneration bei Rhizopoden, Flagellaten und Sporozoen

Wird eine mehrkernige Amöbe mit einem feinen Messer in zwei oder mehrere Teilstücke zerlegt, was sich bei größeren Amöben leicht ausführen läßt, so pflegen sich die Teilstücke zunächst abzurunden, wie es eine beunruhigte unverletzte Amöbe ebenfalls tut. Alsbald schließt sich die Wunde und es dauert nicht lange, so beginnt sich die Amöbe wieder zu bewegen wie sie auch die sonstigen Lebensäußerungen wieder aufnimmt. Das gleiche geschieht beim Durchschneiden einer einkernigen Amöbe (Fig. 6), aber hier macht es nun einen Unterschied, ob das betreffende Stück kernhaltig

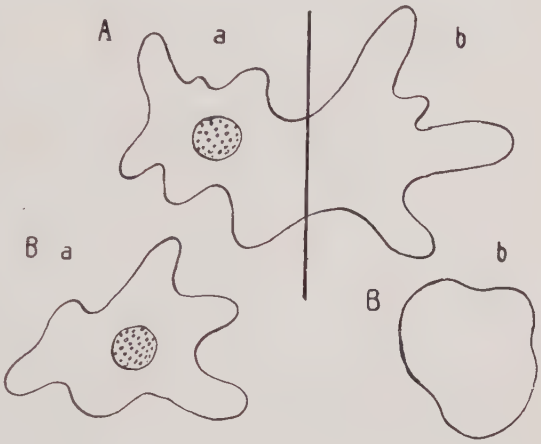


Fig. 6. Künstliche Teilung einer Amöbe in ein kernhaltiges (B, a) und kernloses Stück (B, b) (nach A. Gruber)

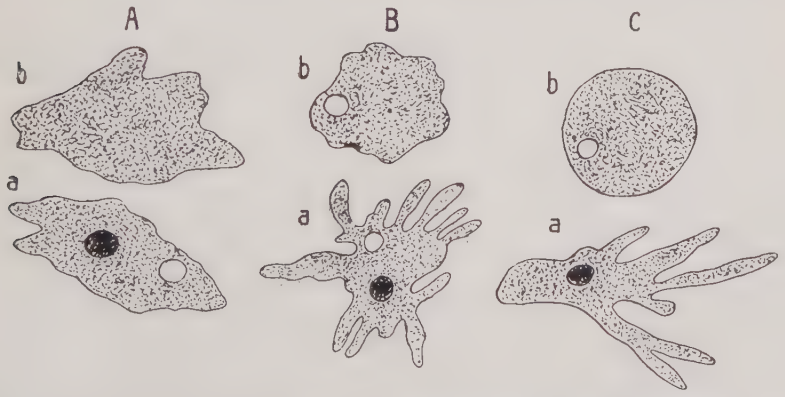


Fig. 7. *Amoeba proteus*, A unmittelbar nach der Teilung, B am zweiten Tage nach der Teilung, C am dritten Tage, a kernhaltiges, b kernloses Teilstück (nach B. Hofer)

oder kernlos ist, d. h. es liegen ähnliche Verhältnisse vor, wie wir sie bereits für die verletzten Pflanzenzellen kennen lernten. Daß das kernhaltige Stück alsbald zu den gewöhnlichen Lebensverrichtungen übergeht, erscheint nach dem vorher Mitgeteilten selbstverständlich; es sendet Pseudopodien aus, nimmt Nahrung auf und zeigt die kontraktile Vakuole in Tätigkeit (Fig. 6 u. 7). Es lassen sich verhältnismäßig kleine Teilstücke einer Amöbe herstellen, die noch reorganisationsfähig sind; nach L. A. Philps (1925) sollen sie bis zu $^1/_{80}$ der Körpermasse heruntergehen.

Das kernlose Teilstück der Amöbe (Fig. 7) vermag die Lebensverrichtungen auf die Dauer nicht aufrecht zu erhalten. Zwar bleiben auch solche Teilstücke länger am Leben als vorauszusehen war; bei Penards Versuchen blieben sie 8 Tage lebend, bei den ebenfalls an *Amoeba proteus* unternommenen Versuchen von K. Gruber und Stolc konnten sie bis zu 14 und sogar bis zu 30 Tagen lebend gehalten werden. Grosse-Allermann hielt solche Teilstücke von *Amoeba terricola* 20—25 Tage. Stolc faßt die Ergebnisse dahin zusammen, daß die kernlosen Teilstücke durch Bewegungen auf Reize reagieren. Nach ihm führt das kernlose Protoplasma dieselben Bewegungen aus wie das kernhaltige; es besorgt die Atmung und Exkretion, nimmt Nahrung auf und verdaut sie. Dies entspricht im ganzen den Beobachtungen der anderen Autoren, wenn sie auch etwas mehr geneigt sind, dem Kern einen gewissen Einfluß auf die Bewegung und die übrigen Lebensverrichtungen zuzuschreiben, da diese beim Fehlen des Kernes manche Unregelmäßigkeiten aufweisen. Jedenfalls aber ist das kernlose Plasma nicht befähigt, die lebende Substanz von neuem aufzubauen und die fehlenden Protoplasmateile endgiltig zu ergänzen. Das ist nur unter der Einwirkung des Kernes möglich. Demnach sind die kernlosen Stücke, so wie es die früheren Autoren (A. Gruber, Hofer, Verworn, Penard) für die Amöben annahmen, und auch bei anderen Rhizopoden z. B. Heliozoen und Thalamophoren (*Difflugia*, *Polystomella*, *Orbitolites* u. a.) erwiesen, auf die Dauer nicht lebensfähig.

Daß verloren gegangene Teile des Heliozoen- und Radiolarienskeletts oder der Foraminiferenschale ersetzt und die Schalen ausgebessert werden können, wie es schon Verworn an *Polystomella* beobachtete, wird nach dem Mitgeteilten nicht überraschen. Die nach dieser Richtung bekannt gewordenen Tatsachen sind übrigens recht geringfügiger Natur und es ist mit Bestimmtheit zu erwarten, daß weitere darauf gerichtete Untersuchungen noch manche bemerkens-

werte Erscheinungen zutage fördern werden. Gewiß ist das Regenerationsvermögen der Einzelligen noch viel weiter verbreitet, worauf diese und jene mehr gelegentlich gemachte Beobachtungen hinweisen. Wenn die Tiere groß genug sind, um mit ihnen zu experimentieren, und sich lange genug halten lassen, dürften sich die nach der Bauart der betreffenden Tiere einzurichtenden Regenerationsversuche als sehr aussichtsreich erweisen. Als bemerkenswerter Fall seien die wenigen von M. Zülzer an *Wagnerella*, einem marinen heliozoenähnlichen Organismus angestellten Versuche erwähnt. Das Tier besteht aus einem kernhaltigen Basalteil, einem langen Stiel und dem sog. Kopf, der das Zentralkorn enthält und von dem die Pseudopodien ausgehen (Fig. 8). Der „Kopf" wird gelegentlich, wie auch bei der Knospung abgelöst und samt dem Zentralkorn neu gebildet. Dieser mehr physiologischen steht eine reparative Regeneration zur Seite, indem der Kopf künstlich entfernt und dann ebenfalls wieder ersetzt werden kann. Bemerkenswert ist bei diesen Vorgängen die Neubildung des Zentralkörpers.

Fig. 8
Wagnerella borealis, unten der Basalteil mit dem Kern, oben der mit Pseudopodien versehene „Kopf" (nach M. Zülzer)

Bei Flagellaten und Geißelschwärmern können die Geißeln gelegentlich abgeworfen werden oder sonstwie schwinden, um später wieder aufzutreten. Dasselbe geschieht bei Encystierung. Bei der Längsteilung der Flagellaten verdoppelt sich der Bewegungsapparat des Vorderendes; dies betrifft zunächst die Basalkörperchen der Geißeln, von denen dann deren Neubildung ausgeht (Fig. 9). Ist am Vorderende eine Mundöffnung vorhanden, so wird auch diese verdoppelt und jedem der beiden Sprößlinge die eine davon mitgegeben (Fig. 9). Inwiefern die alten Teile bei der Bildung der neuen beteiligt sind, läßt sich schwer entscheiden; die Notwendigkeit der Neubildung ergibt sich von selbst, wenn sich das Flagellat durch Querteilung vermehrt. Ebenfalls eine Art physiologischer Regeneration wurde (von Kofoid) bei *Ceratium* beobachtet, insofern die Schale, wenn sie

infolge lange fortgeführter Teilungen zu dick wurde, stückweise, nämlich Platte um Platte abgeworfen und durch zartere Platten ersetzt wird. Außerdem können, offenbar in Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse, einzelne Hörner durch Autotomie entfernt und neu gebildet werden, anscheinend um ihnen die für die betr. Wasserschichten geeignete Form zu geben.

Auch Protozoen, von denen man es am wenigsten annehmen möchte, nämlich die Sporozoen besitzen ein gewisses Regenerations-

Fig. 9. Obere Reihe (*A*) Längsteilung von *Polytomella agilis* mit Verdoppelung des Geißelapparates und mitotischer Teilung des Kernes; untere Reihe (*B*) Längsteilung von *Eutreptia viridis* mit Verdoppelung des Geißelapparates und der Mundöffnung (nach Aragao und Steuer)

vermögen, nur sind die darauf bezüglichen Feststellungen infolge der parasitischen Lebensweise nicht ganz leicht. Immerhin ließen sich Gregarinen solange halten, daß an ihnen eine Ausbesserung der Cuticula und oberflächlichen Protoplamaschicht nachzuweisen war (Sokoloff 1924). Weniger war dies am Protomerit und überhaupt in den vorderen Körperteilen, als vielmehr hinten der Fall, wo sich nach Abtrennung kleiner Partien die Wunde schloß und die Oberfläche völlig ausglich. Zur Feststellung etwaiger Regenerationsvorgänge führte Sokoloff fein zerstoßenes Glas in den Darm von *Julus*

ein, wodurch die Darmgregarinen verletzt wurden und eine Ausheilung der Wunden zu beobachten war. Nach den Untersuchungen von Léger und Dubosq sowie von Kuschakewitsch müssen die Gregarinen doch auch am Vorderende regenerationsfähig sein, allerdings scheint es sich dabei mehr um eine physiologische Regeneration zu handeln, indem der vordere als Epimerit bezeichnete Abschnitt abgeworfen und neu gebildet werden kann. Das scheint sogar zu einer regelmäßigen Einrichtung zu werden, indem ein nur vorläufiges

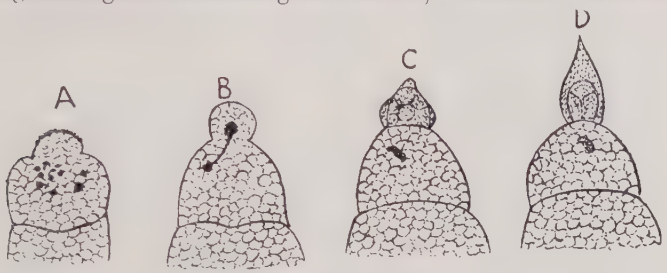


Fig. 10. *A—D* Neubildung des Epimerits bei *Gregarina polymorpha* (nach Kuschakewitsch)

Epimerit durch ein endgiltiges ersetzt wird, wie das (nach Léger und Dubosq) in Anpassung an die Häutungen des Wirtstiers für *Stylorhynchus longicollis* gilt. Auch Kuschakewitsch konnte bei der *Gregarina polymorpha* des Mehlwurmdarms ganze Reihen von der Neubildung des Epimeriten aufstellen. Dieses kann dabei auffallenderweise im Gegensatz zu der gewöhnlichen runden Knopfform eine spitzkegelförmige Gestalt annehmen (Fig. 10), wobei sich wegen der Annäherung an die Form des Epimerits anderer Gregarinen an phylogenetische Reminiscenzen denken ließe.

B. Regeneration bei Infusorien

a) Reparative Regeneration

Weit günstiger für Regenerationsversuche und daher schon oft dafür benutzt sind die Infusorien, an denen auch die älteren, höchst erfolgreichen Versuche von A. Gruber, Balbiani, Lillie, sowie viele spätere angestellt wurden. Aus allen diesen Versuchen ist zu entnehmen, daß die Regenerationsfähigkeit bei den Ciliaten sehr verbreitet und recht weitgehend sein muß. Als großes und leicht zugängliches Versuchstier bot sich *Stentor* dar und wurde deshalb häufig gewählt.[1])

1) Außer von den genannten Autoren wurden Regenerationsversuche an *Stentor* noch angestellt von Verworn, Prowazek, Johnson, Lillie, Morgan, Stevens, Ishikawa u. a.

Die Feststellung und das Verständnis der Regenerationsvorgänge wird bei diesem heterotrichen Infusor durch die Gestalt des Körpers sehr unterstützt, indem das Vorderende ein breites Peristomfeld mit der Mundspirale zeigt und das zum Festheften benutzte Hinterende sich stark verschmälert (Fig. 11). Der Körper ist von zarten Wimpern bedeckt und erscheint infolge der Oberflächenstruktur und Längsmyoneme längsgestreift. Vom Peristomfeld führt der Schlund (Cytostom und Cytopharynx) ins Körperinnere, wo sich die Nahrungsvakuolen, die kontraktile Vakuole und der rosenkranzförmige Kern finden (Fig. 11).

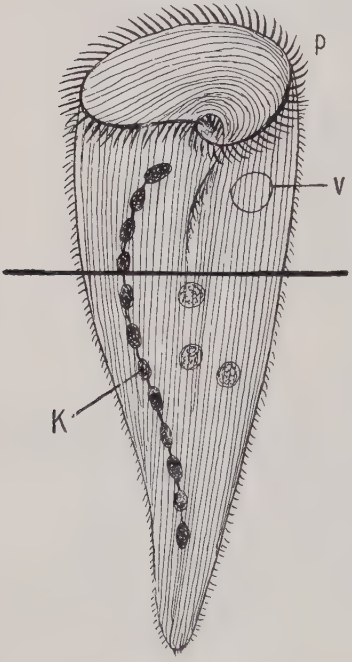


Fig. 11. In der Richtung der dunklen Linie zu durchschneidender Stentor, *k* der rosenkranzförmige Kern, daneben rechts die Nahrungsvakuolen, darüber die kontraktile Vakuole (*v*), *p* Peristomfeld

Wird der Stentor durch einen quergeführten Schnitt in zwei Teile zerlegt (Fig. 11), so ergänzt sich jedes der beiden Teilstücke bereits nach etwa 24 Stunden zu einem vollständigen, nur entsprechend kleineren Tier, indem das Vorderstück das zugespitzte Hinterende, das Hinterstück dagegen das Vorderende mit dem Peristomfeld und der kompliziert gebauten Mundspirale neu bildet. Beide Körperenden müssen ergänzt werden, wenn ein Stück aus der Körpermitte herausgeschnitten wurde (Fig. 12).

Die Wunden heilen bald, indem sich die Wundränder nach Möglichkeit zusammenlegen und die Oberflächenstruktur anscheinend ohne große Schwierigkeit wiederhergestellt wird. Von der Neubildung des Wimperapparates wird noch die Rede sein. Für alles dies sind gewisse Umlagerungen im Protoplasma nötig; so sollen sich nach Joff (1923) die im Körper vorhandenen protoplasmatischen Granula (Mitochondrien) am Wundrand ansammeln, um hier am Aufbau des Ektoplasmas teilzunehmen.

Bei einer durch zwei parallele Schnitte ausgeführten Zerlegung in drei Teilstücke sieht man das vordere und hintere in der vorher geschilderten Weise sich vervollständigen und das verhältnismäßig

kleine Mittelstück tut dies ebenfalls (Fig. 12). Das Zerlegen kann auch in anderer Richtung erfolgen, etwa durch längs oder schräg

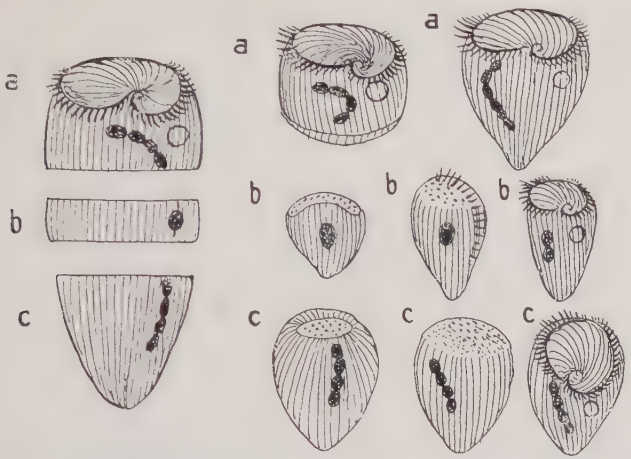


Fig. 12. Stentor durch zwei Querschnitte in ein vorderes (*a*), mittleres (*b*) und hinteres Teilstück (*c*) zerlegt, die sich entsprechend ergänzen (*a*—*c*) (nach A. Gruber)

gerichtete Schnitte (Fig. 13), wodurch sehr verschiedenartig geformte Teilstücke erhalten werden. Alle diese Stücke sind unter bestimmten, noch zu besprechenden Bedingungen in der Lage, vollständige wenn auch beträchtlich kleinere Individuen aus sich hervorgehen zu lassen. Es gelang, auf diesem Wege außerordentlich kleine Stücke zur Regeneration zu bringen, die nach den Untersuchungen von Lillie nur $70-80\ \mu$ im Durchmesser hatten und etwa $^1/_{27}$ vom Volumen des ganzen Stentors (*St. polymorphus*) ausmachten, während nach Morgans Beobachtung die Teilbarkeit und das Herstellungsvermögen bei *St. coeruleus*) bis auf $^1/_{64}$ heruntergehen.

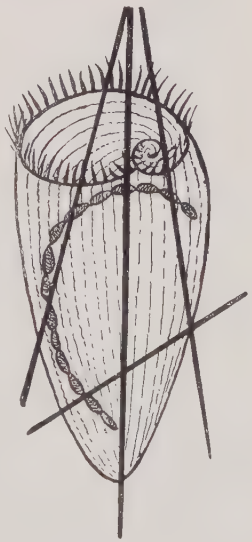


Fig. 13. Zerlegung des Stentors in eine Anzahl Teilstücke entsprechend den durch die dunklen Linien angegebenen Schnittrichtungen

Dem *Stentor* ähnlich verhalten sich zahlreiche andere Ciliaten, wie aus den von Balbiani, Nussbaum, Gruber, Verworn, Prowazek, Stevens, Holmes, Gregory, Popoff, Calkins, Peebles, Ishikawa, Lewin, Hewitt, Lund, Sokoloff, Dembowska, Moore, Schmähl u. a. an *Paramecium*, *Tillina*, *Trachelius*,

Spirostomum, Dileptus, Frontonia Loxophyllum, Spathidium, Blepharisma, Bursaria, Stylonychia, Gastrostyla, Oxytricha, Pleurotricha und anderen Infusorien angestellten Versuchen hervorgeht. Entsprechend der abweichenden Organisation gestalten sich die Regenerationsvorgänge bei den einzelnen Formen etwas verschiedenartig von denen, wie sie hier als charakteristisches Beispiel (*Stentor*) gewählt wurden. Sehr weitgehend ist die Regenerationsfähigkeit ebenfalls, so liegt ihre Grenze bei *Spirostomum* zwischen $^1/_{53}$ und $^1/_{69}$ und bei *Dileptus* sogar zwischen $^1/_{70}$ und $^1/_{75}$ der ursprünglichen Größe der betreffenden Infusorien (nach Sokoloff 1924).

Einschränkend muß hierzu bemerkt werden, daß die Grenze der Regenerationsfähigkeit nicht nur von der Größe der Teilstücke, sondern besonders auch von deren Lage im Körper abhängt. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß je größer das Teilstück ist, desto rascher vollzieht sich der Aufbau zum vollständigen Individiuum. Kleinere Teilstücke bedürfen bis zum Abschluß der Wiederherstellung längere Zeit; bei sehr kleinen Teilstücken ist das Wiederherstellungsvermögen minimal und häufig gleich Null, in welchem Fall die Teilstücke nach einiger Zeit zugrunde gehen (Sokoloff). Dieses Verhalten ist an und für sich schon durch die Art der Versuchsausführung bedingt, da zum Erzielen sehr kleiner kernhaltiger Teilstücke tief eingreifende Verletzungen notwendig erscheinen, die unter Umständen zu weit gehende sind, um ertragen und ausgebessert werden zu können. Außerdem liegt es auch an der gestörten Kernplasmarelation und anderen unterbrochenen Beziehungen zwischen den einzelnen Teilen, von denen zuweilen lebenswichtige fehlen oder in nicht genügender Menge vorhanden sind. Abgesehen vom Kern gilt dies auch vom Ectoplasma, dem eine wichtige formbildende Kraft zukommt. Daher sind Teilstücke mit genügenden Mengen von Ectoplasma besser daran und leichter regenerationsfähig. In dieser Beziehung sagt Sokoloff: „Ein kleines *Dileptus*-Bruchstück, das jeglicher für das ausgewachsene Tier charakteristischen Züge entbehrt, birgt ein Maß an potentieller Energie, die im Verlauf weniger Stunden ein vollständig differenziertes, mit einem höchst komplizierten Leib ausgestattetes Tier herstellt." Aber auch bei solchen regenerationsfähigen Infusorien vermögen kleine kernhaltige Stücke, wenn sie nicht das richtige Verhältnis der vorhandenen Teile aufweisen und dieses nicht mehr in Ordnung zu bringen ist, die endgiltige Wiederherstellung doch nicht zu vollziehen, wie dies seitlich herausgeschnittene Teilstücke von *Dileptus* zeigen (Fig. 22 *A*). Auf die Herstellung der Teilstücke

selbst, d. h. auf ihre Umgestaltung zu dem ausgebildeten Tier ist übrigens nach der Auffassung von Holmes die Art ihrer Bewegung von Einfluß. Diese kann (nach Überwinden der Schreckwirkung) bald wieder nach Art der Bewegung des ganzen Tieres erfolgen, so bei *Spathidium* nach E. L. Moore, aber gewiß wird das auch von der Gestalt der betreffenden Infusorien und der Teilstücke, sowie von der Körpergegend abhängen, aus der diese gewonnen wurden.

Die Regenerationsfähigkeit kann eine größere oder geringere in verschiedenen Körperregionen sein je nach dem Grad der Differenzierung, welchen diese angenommen haben So wird bei *Paramecium* das Hinterende viel leichter als das Vorderende ersetzt, bei *P. caudatum* z. B. nach den Beobachtungen von F. Peebles bei 64% aller operierten Tiere, während nur 34% das Vorderende neu zu bilden vermögen. Ähnliche Unterschiede zeigen Teilstücke aus weniger oder mehr differenzierten Regionen des Körpers anderer Infusorien. Aber offenbar liegen diese Verhältnisse verschieden bei den einzelnen Arten, Rassen und sogar Individuen derselben Art (Calkins, Peebles), so soll bei *Tillina* kein Unterschied in der Regeneration des Vorder- und Hinterendes bestehen (Gregory), bei *Licnophora* werden nur Teile des Körpers wie das Peristom, ein Teil des oralen Cilienbandes und der Haftscheibe regeneriert (Stevens). Auch *Frontonia* besitzt (nach Sokoloff) nur ein geringes Regenerationsvermögen und bei *Opalina* scheint dieses noch weniger entwickelt zu sein, abgesehen von der Schwierigkeit, dieses parasitische Infusor unter einigermaßen natürlichen Lebensbedingungen längere Zeit zu be-

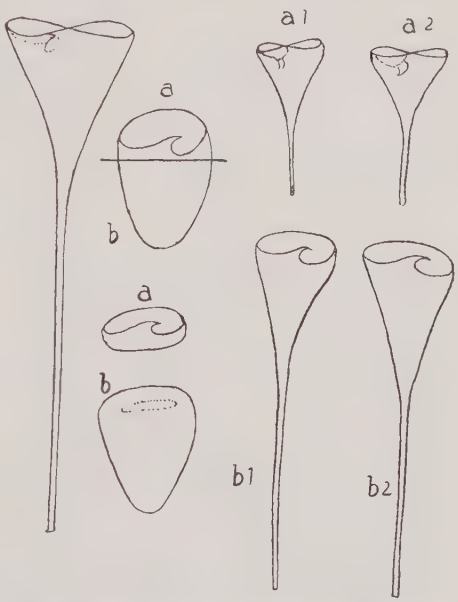


Fig. 14. Stentor im ausgestreckten Zustand, daneben zusammengezogen und unterhalb der Mundspirale in die Teilstücke a und b zerlegt, a_1 und a_2 die vorderen, b_1 und b_2 die hinteren Teilstücke 5 Stunden und 3 Tage nach der Operation (nach Th. Morgan)

obachten. Derartige Unterschiede zwischen gut entwickeltem und geringem Regenerationsvermögen werden sich ähnlich wie innerhalb der einzelnen Metazoen-Abteilungen bei genauerer Kenntnis dieser Erscheinungen noch genug herausstellen.

Natürlich können auch andere Faktoren wie z. B. günstige und ungünstige Lebensumstände die Regenerationsfähigkeit beeinflussen. Geprüft wurde nach dieser Richtung die Wirkung andauernder Nahrungsentziehung (Sokoloff 1923), wobei sich herausstellte, daß hungernde Infusorien *(Bursaria)*, wenn die Erschöpfung keine zu große ist, ihr Regenerationsvermögen nicht aufgeben. Dabei brauchen sie an Umfang nicht zuzunehmen, so daß die Regenerationsfähigkeit unabhängig vom Wachstum sein kann und erstere weiter besteht, wenn letzteres fehlt.

Verschieden verhält sich die Regenerationsfähigkeit in ihrem Verhältnis zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Bei *Uronychia* ist sie nach Calkins am ausgeprägtesten in der Zeit der Teilung, hingegen erscheint sie während der gewöhnlichen Lebensdauer nur schwach entwickelt. Werden die in Teilung befindlichen Individuen zerschnitten und zu Regenerationsversuchen benutzt, so gelingen diese am besten, was vielleicht auf der zu dieser Zeit besonders starken Beeinflussung des Protoplasmas durch den Kern beruht. Bei *Stylonychia* beobachtete Dembowska (1925), daß die während der Teilung in verschiedener Weise durchschnittenen Tiere die mit dem natürlichen Teilungsakt zusammenhängenden Reorganisationsvorgänge zu Ende führten. Ähnliche Feststellungen machte E. L. Moore (1925) bei zahlreichen Durchtrennungsversuchen der in Teilung begriffenen Individuen von *Spathidium* und *Blepharoplasma*. — Von Hartmann (1922) wurde gezeigt, daß als Folge der konsequent durchgeführten Entfernung von Körperteilen und der danach eintretenden Regeneration bei *Stentor* die Teilung hinausgeschoben und längere Zeit verhindert werden konnte.

Während der Konjugation ausgeführte Zerteilungen ergaben bei *Spathidium* ein geringeres Regenerationsvermögen als zur Zeit der vegetativen Periode. Übrigens verhalten sich die Teilstücke in den einzelnen Phasen der Konjugation verschieden; so kann die Regeneration zur Zeit der beginnenden Mikronucleus-Teilung ausbleiben, während Teilstücke, die das Synkarion enthalten und nach der Kernverschmelzung oder kurz vor der Trennung gewonnen wurden, reparationsfähig sind wie die der vegetativen Periode. Teilstücke hingegen, die nur Teile des in Auflösung begriffenen Makronucleus oder degenerierende Mikronuclei enthalten, können zwar eine gewisse

Regulation erfahren, gehen jedoch schließlich zugrunde und vermögen niemals in die Fortpflanzung einzutreten (Moore 1925).

Die Regeneration der Teilstücke besteht nicht nur in einer Neubildung von Teilen, sondern wohl in noch höherem Maße in einer Umarbeitung und Umlagerung des Vorhandenen. Teilstücke, die aus verschiedenen Regionen des Körpers stammen, haben naturgemäß einen etwas verschiedenen Bau, so z. B. sind die vorderen Teilstücke eines Stentors anders strukturiert als die hinteren und als die aus der Körpermitte stammenden. Aus jedem soll aber ein vollständiges, wenn auch kleineres Individuum hergestellt werden. Dafür sind die vorhandenen Teile häufig nicht passend, so daß sie notwendigerweise abgeändert werden müssen. Ein Blick auf die aus den Teilstücken eines Stentors hervorgegangenen kleineren Tiere lehrt dies ohne weiteres (Fig. 12 bis 14). Dabei handelt es sich nicht nur um eine Verlagerung der Teile, sondern diese sind völlig abzuändern, was durch Einschmelzen der vorhandenen Teile und Wiederaufbau geschieht. So kann die Bewimperung, das Peristomfeld mit der adoralen Wimperspirale, Cytostom und Cytopharynx, der Vakuolenapparat, nicht zu vergessen der Kern und Nebenkern, kurz die ganze Organisation eine völlige Umgestaltung erfahren. Dasselbe gilt für die feineren Strukturen des Zellkörpers, die Myoneme usw. (Stevens). Es sind dies ähnliche Vorgänge, wie sie schon den älteren Beobachtern von der physiologischen Regeneration bekannt waren. Mit ihnen stimmen auch nach den neuen Angaben von Dembowska (1925) die Reorganisationsvorgänge, die im Zusammenhang mit der Regeneration (bei *Stylonychia, Euplotes, Uronychia* u. a.) eintreten, im ganzen überein. Ausdrücklich wird hervorgehoben, daß bei der Regeneration ein vollständig neuer Wimperapparat gebildet werden muß, indem auch die nicht eigentlich betroffenen Teile in die Reorganisation einbezogen werden, womit Regulationen der äußeren Form in Verbindung stehen (Demboswka 1925/26).

Bemerkenswert ist, daß die Degenerations- und Regenerationsvorgänge schon durch Verlust einiger weniger Cirren und sogar eines einzigen beliebigen Cirrus ausgelöst werden können. Ähnliche Wahrnehmungen wie die an *Stylonychia* und anderen Infusorien festgestellten Degenerations- und Reorganisationserscheinungen konnte auch Schmähl (1926) an *Bursaria truncatella* machen.

b) Die physiologische Regeneration

Es liegt in der Natur der Sache, daß bei gewissen Vorgängen im Leben der Infusorien Teile des Körpers verloren gehen und neu

gebildet werden. Wir kennen Depressionszustände, bei denen ein Teil des Wimperkleides hinfällig wird, um bei der Erstarkung des Körpers in erneutem oder verbessertem Zustand zu erscheinen. Offenbar unter der Einwirkung besonderer Umstände kann das Peristom (bei *Stentor* nach Balbiani) ganz unabhängig von natürlicher oder künstlicher Teilung mehrfach erneuert werden, und da hiermit eine Änderung im Verlauf der Körperstreifung notwendigerweise verbunden ist, so läßt sich bei der tatsächlich, also gewissermaßen periodisch eintretenden Wiederholung des Vorgangs das Alter des Tieres daraus erschließen. Vermutlich kommt derartiges auch sonst bei Infusorien vor, so beobachtete Wallengren (1901) bei anscheinend unverletzten und auch nicht der Teilung entgegengehenden Individuen von *Holosticha* mehrmals hinter dem alten die Anlage eines neuen Peristoms, das später nach dem Vorderende verschoben wird, um hier die Stelle des alten Peristoms einzunehmen, das der Rückbildung verfällt. Somit erfolgt auch bei diesem hypotrichen Infusor eine möglicherweise periodische Erneuerung des Peristomfeldes, wie sich ähnliche Vorgänge bei *Bursaria truncatella* beobachten ließen (Lund 1917, Schmähl 1926). — Freischwimmende Vorticellen versehen sich mit einem hinteren Wimperkranz, der zurückgebildet wird, wenn sie sich wieder festsetzen.

Eine teilweise, häufig jedoch gänzliche Erneuerung des Wimperapparates findet auch bei der Encystierung statt. Man sieht die Bewimperung in längerer oder kürzerer Frist hinschwinden und durch eine neue ersetzt werden, wenn sich das Tier zum Ausschlüpfen aus der Hülle vorbereitet. Ebenso muß zum mindesten ein Teil, oft sogar ein sehr erheblicher Teil der Organisation bei der Konjugation und Teilung erneuert werden. Bei der ersteren bringt es die durch Aneinanderlegen der Paarlinge gerade in der Mundgegend erfolgende Verschmelzung mit sich, daß die betreffenden Körperpartien, besonders Cytostom und Cytopharynx, zurückgebildet und nach Trennung der Konjuganten wieder erneuert werden.

Bei der Fortpflanzung durch Teilung können die Um- und Neubildungsvorgänge ungemein eingreifender Natur sein. Nicht nur, daß bei jedem der beiden sich neu bildenden Individuen die fehlenden Teile zu ergänzen sind, sondern in Verbindung mit dem Teilungsvorgang treten auch an den nicht direkt davon berührten Körperpartien mehr oder weniger weitgehende Veränderungen der Organisation auf. Wenn eines der weniger hoch differenzierten Infusorien, etwa ein *Paramecium* sich teilen will, so tut es das anscheinend in vollständiger

Bewegungsfähigkeit; man sieht es nicht wesentlich verschieden von den übrigen Individuen zwischen diesen herumschwimmen. Die Teilung

Fig. 15. *Paramecium caudatum* in Teilung. *A* und *B* Spindelbildung des erst in einer Großkerndelle liegenden Mikronucleus, Ausziehen des Peristoms nach hinten (?), *C* und *D* Ausziehen des Makro- und Mikronucleus und weitere Peristomausbildung, *D—F* ebenso und beginnende Einschnürung des Körpers, *F—H* weiteres Ausziehen der Kerne und deren Durchteilung, tiefere Einschnürung und Teilung des Körpers (Original)

vollzieht sich also in voller oder doch wenig gehinderter Beweglichkeit, wie dies auch für andere Ciliaten gilt, die ihren Wimperapparat während der Teilung anscheinend in ziemlich unveränderter Weise beibe-

halten; wenigstens was den Lokomotionsapparat anbetrifft, denn die adorale Wimperung, d. h. also das Peristomfeld und was damit zusammenhängt, muß jedenfalls eine gewisse Umarbeitung erfahren. *Paramecium* teilt sich wie andere Infusorien in der Mitte durch (Fig. 15). Ob sich dabei das Peristom nach hinten auszieht und ein Divertikel davon in das hintere Tier übergeht, um dessen Mundöffnung zu bilden, wie R. Hertwig, den Vorgang verallgemeinernd

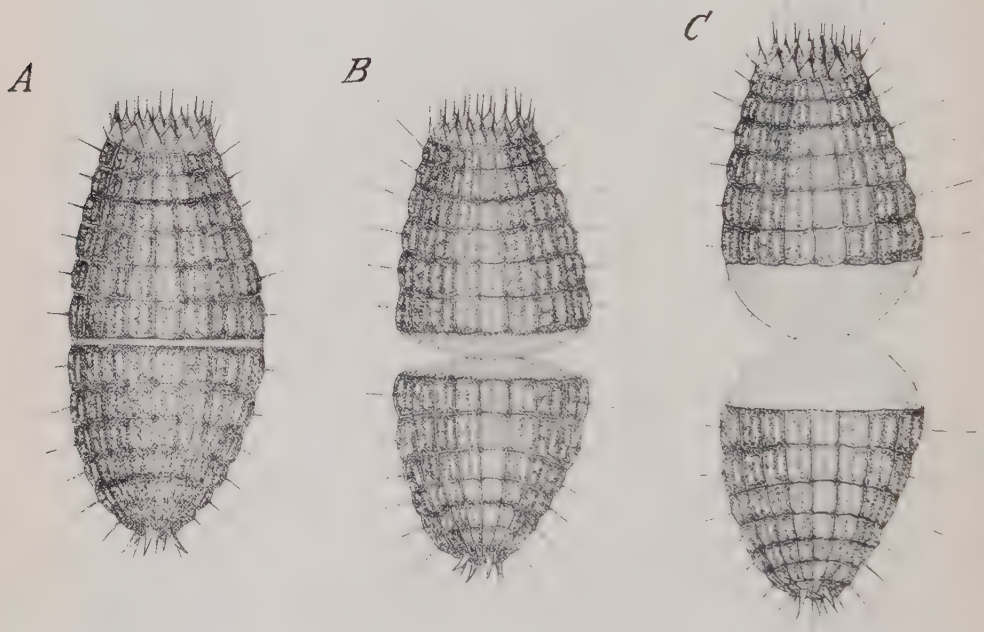


Fig. 16. *Coleps hirtus* in Teilung. *A* mit der hellen Ringfurche, *B* deren Verbreiterung und Vordringen des Protoplasmas, *C* Auftreten der Cilien an dem umfangreicher gewordenen nackten Protoplasmakörper (Original)

annimmt, muß nach den Feststellungen früherer und späterer Autoren an anderen Infusorien recht zweifelhaft erscheinen. Danach bildet sich das neue Peristom vielmehr unabhängig von dem alten. Jedenfalls ist bei *Paramecium* in verhältnismäßig kurzer Zeit ein neues Cytostom am hinteren Tier zu sehen (Fig. 15). Dieses zieht sich nach hinten und innen in den Cytopharynx aus, wie zum mindesten auch die rückwärtige und Innenpartie des vorderen Peristoms eine Reorganisation erfahren muß. — Bei dem einen Tier muß das Vorderende mit seiner Bewimperung, bei dem anderen das Hinterende neu

gebildet werden; eine neue Cytopyge ist auszubilden und ebenso eine der beiden kontraktilen Vakuolen. Der Kernapparat wird in der bekannten Weise durch Mitose und langes Ausziehen des Mikronucleus, sowie durch Streckung und Längsteilung des Makronucleus hergestellt (Fig. 15).

Recht in die Augen fallend sind die Neubildungen dann, wenn das sich teilende Infusor eine festere Körperbedeckung besitzt, wie dies z. B. bei *Coleps hirtus* der Fall ist, bei dem die Körperoberfläche von einer Anzahl längs und quer angeordneter Plattenreihen gebildet wird (Fig. 16). Durch Auseinanderweichen der 7. und 8. Querreihe entsteht eine helle Ringfurche (Fig. 16 *A*), die sich bald verbreitert, so daß eine hellerscheinende, von Platten freie Plasmazone deutlich hervortritt, innerhalb deren sehr bald die Einschnürung erfolgt. Das in Teilung befindliche Infusor bietet jetzt wie in den folgenden Teilungszuständen einen sehr eigentümlichen Anblick, da das nackte durchscheinende Protoplasma sich scharf von den mit Platten bedeckten Teilen abhebt (Fig. 16 u. 17). Die ganze Teilung vollzieht sich in etwa 20—25 Minuten, verläuft also recht rasch.[1])

An dem freien Protoplasma treten alsbald schwache, allmählich stärker und länger werdende Cilien auf (Fig. 16 *C*) und es dauert nicht lange, bis die freien Protoplasmakörper die zum fertigen Tier gehörige Form annehmen, wie auch dessen Felderung in ganz kurzer Zeit wieder angedeutet erscheint (Fig. 17 *A*). Beim weiteren Fortgang der Einschnürung wachsen die Wimpern zur gewöhnlichen Länge heran und geraten in starke Bewegung. Übrigens scheint das vordere Tier früher als das hintere aktiv zu werden, indem es, mit diesem beim Vollzug der Teilung in einen gewissen Ruhezustand verfallen, den Ruheort früher als der hintere Sprößling verläßt. Die hinteren Stacheln sind dann erst angelegt und noch kurz, auch wenig deutlich ausgeprägt (Fig. 17 *B*). Noch 2 Stunden und länger nach der Trennung sind die aus der Teilung hervorgegangenen Tiere mit hellem Hinter und Vorderleib zu beobachten, während welcher Zeit die Bewimperung und Bewehrung des Hinter- und Vorderendes, die Mundöffnung und die Plattenbedeckung wieder hergestellt wird (Fig. 17 *B* u. *C*).

Im Gegensatz zu dem vorher geschilderten Verhalten können sich die neuzubildenden Organe schon ziemlich früh bei Einleitung

1) Die Abbildungen der Teilungszustände des *Paramecium*, *Coleps* und *Stentor* (Fig. 15—19) sind von Herrn Konservator Wiese nach den von ihm zur Gewinnung dieser Fortpflanzungsstadien angelegten Kulturen angefertigt.

des Teilungsvorganges anlegen, wofür *Stentor* ein schon lange bekanntes, gutes Beispiel bietet. Bei ihm tritt unter dem Peristom,

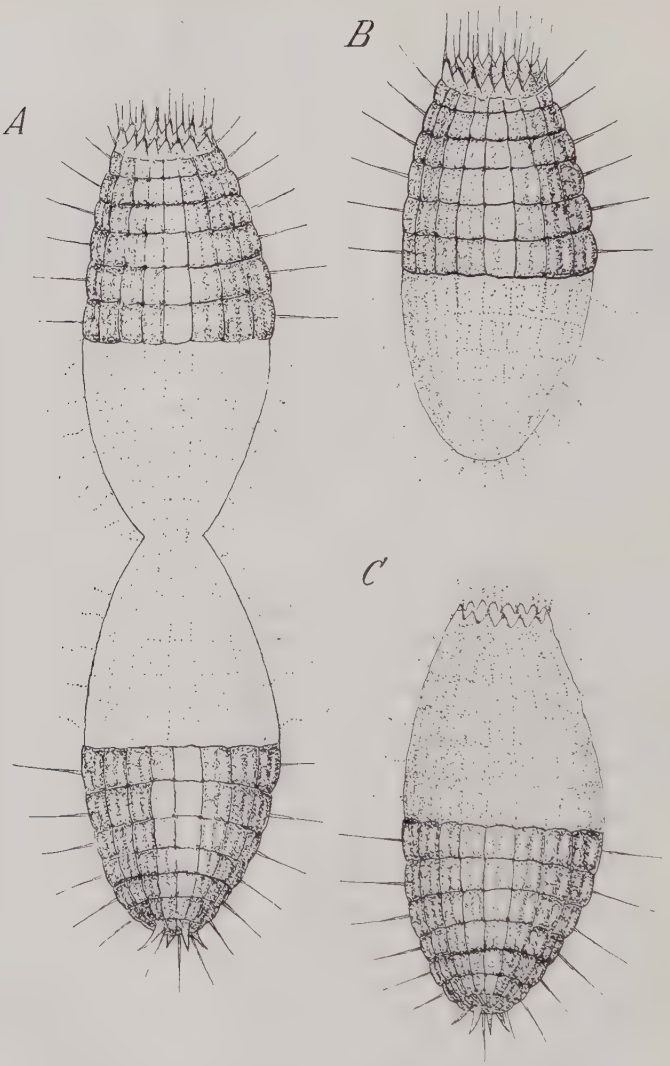


Fig. 17. *Coleps hirtus*, *A* Auftreten der Plattenreihen am nackten Protoplasmakörper der durch Teilung entstehenden beiden Tiere, *B* und *C* das vordere und hintere Individuum mit weiter fortgeschrittener Ausbildung der Platten sowie des Hinter- und Vorderendes (Original)

von ihm nach hinten verlaufend, eine (bei *Stentor coeruleus* hell erscheinende) Flimmerleiste auf, die Anlage des neuen Peristoms

(Fig. 18 *A*), die allmählich ausgeprägter und deutlicher hervortritt, indem ihre anfangs schwache Bewimperung derjenigen des Peristomfeldes gleich wird. Wenn sie sich weiter nach hinten erstreckt, beginnt sich ihr unteres Ende einzukrümmen, während das

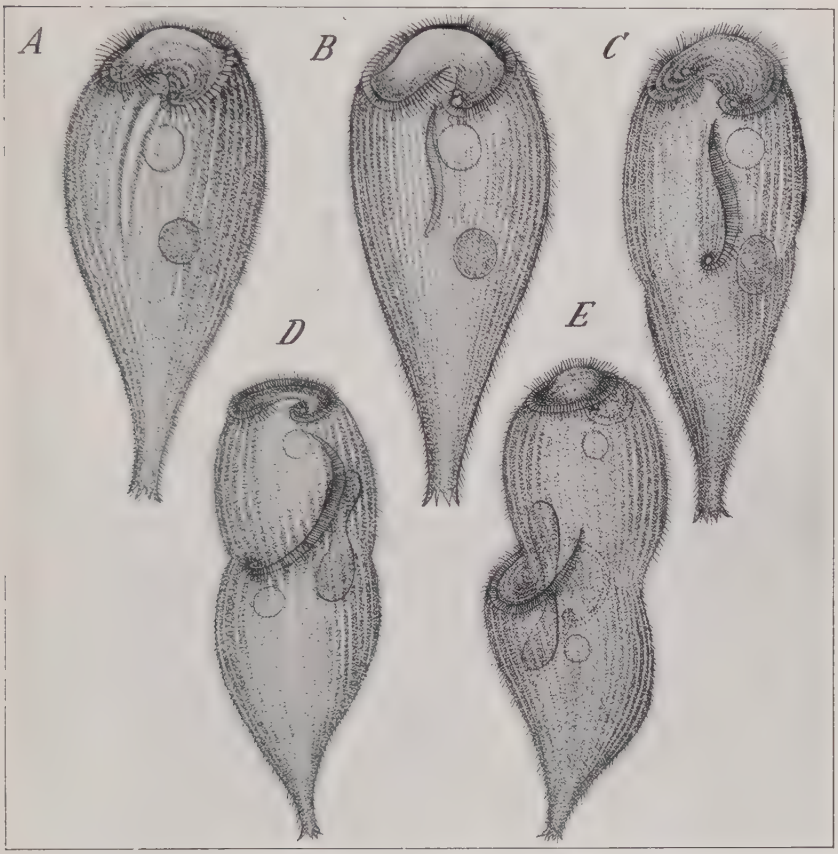


Fig. 18. *Stentor coeruleus* in Teilung *A* und *B* mit Peristomleiste und kugligem Kern. *C—E* dessen Streckung und Einschnürung, Verlagerung und Umgestaltung der Peristomleiste, Auftreten der neuen Vakuole und Einschnüren des Körpers *C—E*, (Original)

obere Ende vom Peristom abrückt (Fig. 18 *B* u. *C*). Die Verlagerung und Einkrümmung der Peristomleiste nimmt mit dem Fortschreiten der Teilung zu, denn auch der Kern hat sich schon längst und zwar in einer für ihn sehr eingreifenden Weise daran beteiligt.

Zu den Teilungsvorbereitungen gehört es bei *Stentor*, daß der langgestreckte rosenkranzförmige Kern in eine stark verkürzte

schließlich kugelförmige Gestalt übergeht (Fig. 18 *A* u. *B*). Während der Teilung beginnt er sich von neuem zu strecken und schließlich einzuschnüren (Fig. 18 *C* u. *D*). Unterdessen hat sich das Hinterende der Peristomanlage noch mehr eingerollt und verlagert, wodurch es aus der anfänglichen Längsrichtung in eine schräge und quere Lage übergeht (Fig. 18 *D* u. *E*). Damit beginnt es immer mehr, seine

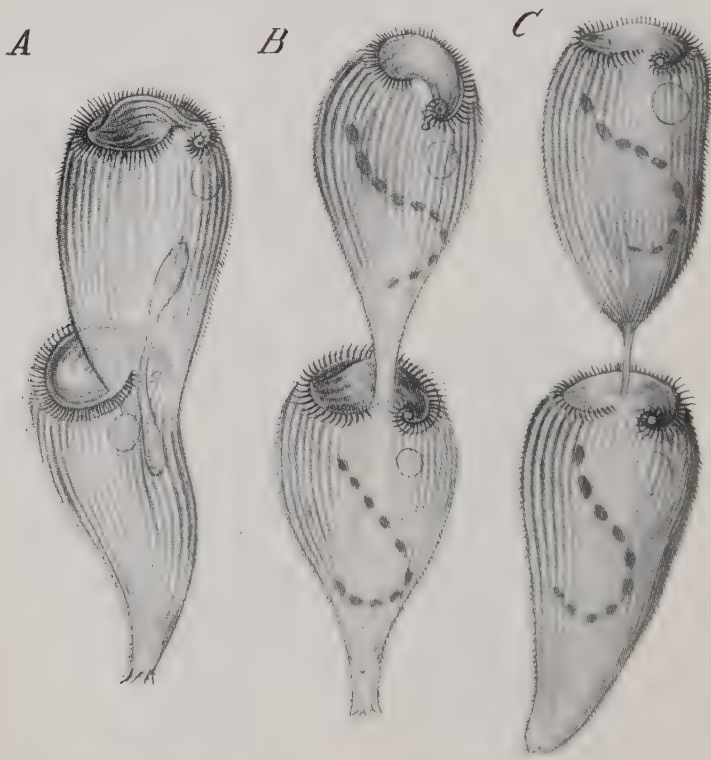


Fig. 19. *Stentor coeruleus* Fortsetzung der Durchschnürung, Peristombildung und Kernteilung *A*, der Kern wieder rosenkranzförmig *B* und *C* (Original).

endgiltige Gestalt anzunehmen (Fig. 19). Die schon vorher bemerkbar werdende Einschnürung des Körpers nimmt allmählich zu und wird immer stärker (Fig. 18 u. 19), bis das vordere mit dem hinteren Tier nur noch wie mit einem Stiel und zuletzt nur noch durch einen dünnen Faden verbunden erscheint (Fig. 19 *C*), um sich schließlich ganz abzutrennen. Bei *Stentor coeruleus* dauert die Teilung bis dahin etwa 4—6 Stunden, doch mag ihr Verlauf von äußeren Umständen, besonders von der Temperatur abhängen und je nachdem

kürzere oder längere Zeit in Anspruch nehmen. Der Kern erwies sich in den letzten Teilungsstadien bereits wieder lang gestreckt und rosenkranzförmig (Fig. 19 *B* u. *C*); anscheinend nimmt er zunächst an den von der Teilungsstelle abgekehrten Enden die Gliederung wieder an. Die Ausbildung des Peristoms dürfte so gut wie beendet sein; überhaupt ist die äußere wie innere Struktur im ganzen wieder hergestellt, auch die neue Vakuole war schon früher aufgetreten (Fig. 18 u. 19).

Schon aus dieser kurzen für *Stentor* und die beiden anderen Infusorien gegebenen Darstellung ist zu erkennen, mit welchen Verschiebungen, Umlagerungen und Neubildungen von Teilen dieser Vorgang verbunden sein muß. In der Tat ist die an der Körperstreifung des *Stentors* stattfindende Veränderung nach der Schilderung der sich eingehender damit beschäftigenden Autoren (Stein, Schuberg, Johnson, Stevens u. a.) sowohl bei der Anlage der Peristomleiste wie auch bei deren weiterer Umbildung eine sehr beträchtliche (Fig. 18 u. 19). Dabei muß außer der Bewimperung die Struktur der Pellicula geändert werden; das gleiche gilt für die Myoneme und die inneren Strukturen. Cytostom und Cytopharynx werden durch Einstülpung angelegt; in Verbindung damit treten die Membranellen auf. Der Vakuolen- und Kernapparat ist ebenfalls abzuändern und den neuen Verhältnissen anzupassen, kurz die Veränderungen sind sehr beträchtliche und höchst eingreifender Natur.

Bei der Notwendigkeit, vorhandene Teile dem neuen Bedarf anzupassen, spielen Rückbildungen eine große Rolle und sind ungemein weitgehende. Als ein wegen seines deutlichen und sehr umfangreichen Peristoms besonders geeignetes Objekt nennen wir *Bursaria*, bei der die Rückbildung dieser sich beinahe über die ganze Körperlänge erstreckenden Teile eine fast vollständige ist. Allerdings bleibt nach Lund (1917—18) ein geringer Rest dieser Organellen bei der natürlichen Teilung der Bursaria zurück, um als Anlage für die neu zu bildenden Organe zu dienen. Nach den neueren Untersuchungen von Schmähl (1926) gilt dies allerdings nur für das neu entstehende Peristom des vorderen Teilsprößlings, während im hinteren Tochtertier der neue Mundapparat (wie bei anderen Infusorien) unabhängig vom alten angelegt wird.

In der Natur dieser weitgehenden Umarbeitungen liegt es, daß eine Neubildung auch solcher Organe und Körperteile stattfindet, die nach ihrer Lage für die beiden Sprößlinge eigentlich nicht neu angelegt zu werden brauchen. Nach Wallengren wird bei der Quer-

teilung der hypotrichen Infusorien das ganze Wimperkleid der beiden Sprößlinge erneuert, was sowohl für die kleinen starren Rücken- und Randborsten, als auch für die großen Stirn- und Aftercirren gilt. Wallengren beschreibt diese auch von andern Beobachtern (Stein, Balbiani, Sterki, Schuberg) wahrgenommene Vorgänge in sehr eingehender Weise. Dabei ist bemerkenswert, daß zwischen den starken

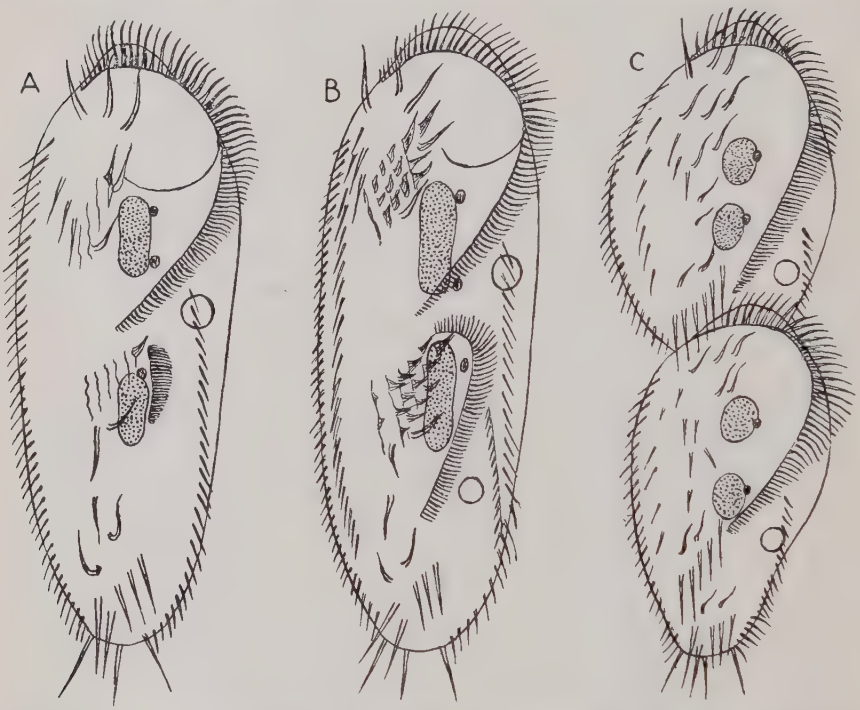


Fig. 20. *Stylonychia mytilus* in Teilung. *A* mit der Anlage des neuen Peristoms hinter dem alten Peristom, links davon im vorderen und hinteren Sprößling der Kern mit den beiden Nebenkernen, *B* weiteres Teilungsstadium, das hintere Peristom weiter ausgebildet, *C* der hintere Sprößling schon weit entwickelt, links vom Peristom die beiden Kerne mit den Mikronuclei (nach Stein)

Borsten und den zarten Wimpern (Fig. 20) kein Unterschied besteht, indem sie ebenfalls als bewegliche Cilien angelegt werden. Diese wachsen vom Ectoplasma aus durch die Pellicula hindurch, die an dieser Stelle resorbiert wird. Wallengrens Angaben über die Rück- und Neubildung der Wimpern bei der Teilung der hypotrichen Infusorien finden ihre volle Bestätigung durch die Beobachtungen von D. B. Young bei *Uronychia*. Übrigens konnte die an hypotrichen Infusorien beobachtete Reorganisation des Wimperkleides auch an

einem Heterotrichen (*Bursaria truncatella* von Schmähl 1926) festgestellt werden.

Das Peristom wird für sich, unabhängig von dem alten, allerdings in dessen nächster Nähe angelegt. Dann wird es nach hinten verschoben und die Mundöffnung entsteht als eine besondere Einsenkung. Das alte Peristom des vorderen Sprößlings kann erhalten bleiben, wird aber zum mindesten teilweise umgearbeitet, da es mit seinem großen Umfang in die kleineren Verhältnisse des Teilstückes nicht hinein paßt. Es kann aber auch das ganze alte Peristom des vorderen Sprößlings (bei *Holosticha rubra* nach Wallengren) vollkommen neu gebildet und zusammen mit der Bewimperung des Vorderendes resorbiert werden. Offenbar greifen diese Umbildungs-, Rückbildungs- und Neubildungsvorgänge so ineinander ein, daß eine wesentliche Beeinflussung der Lebensweise nicht eintritt, denn man sieht die in Teilung begriffenen hypotrichen Infusorien während dieses Vorgangs lebhaft umherschwimmen; trotzdem ist anzunehmen, daß diese „Mauserung" nicht spurlos an ihnen vorübergeht, sondern mancherlei Schädigung mit sich bringt, wie man dies sicher von der mit ähnlichen Umbildungsvorgängen besonders des Kernapparates verbundenen Konjugation weiß. Die Umgestaltung der Kerne, auf die hier nur wenig eingegangen wurde, gehört natürlich auch in dieses Gebiet, es sei zum Schluß nur an die vollständige Auflösung des Mikronucleus, an seine Neubildung durch die Teilprodukte der Mikronuclei und deren eigene Neubildung nach mehrfachen Teilungen erinnert, welche Vorgänge gerade das Wesentliche an der Konjugation ausmachen.

c) Die Bedeutung des Kernes für die Teilungsvorgänge

Von dem Einfluß des Kernes auf den Vollzug der Teilung und die Lebensfähigkeit der Teilstücke bei künstlicher Zerteilung der Rhizopoden war schon vorher (S. 15—18) die Rede. Es wurde gezeigt, daß kernlose Stücke zwar eine gewisse Lebensfähigkeit und auch eine gewisse Herstellungsfähigeit besitzen, daß aber beide beschränkt sind und diese Stücke doch schließlich zugrunde gehen. Damit stimmen im ganzen auch die an Infusorien angestellten Untersuchungen überein, die wieder an *Stentor* von den älteren Beobachtern in so erfolgreicher Weise ausgeführt wurden. Freilich so unbedingt sicher, wie die Ergebnisse von ihnen aufgefaßt werden, liegen diese doch nicht.

Bei Stentor ist es nicht allzuschwer, neben kernhaltigen auch kernlose Stücke zu gewinnen. Während die ersteren in der vor-

her (S. 21ff.) besprochenen Weise das Verlorene ergänzen und zu einem kleineren, aber vollständigen Tier werden (Fig. 12—14), erfolgt zwar auch an den kernlosen Stücken ein Wundverschluß und eine gewisse Wiederherstellung der Körperform (Fig. 21), doch bleibt diese ziemlich unvollkommen und wenn die Teilstücke auch eine Zeitlang leben und herumschwimmen, so scheint es doch mit der Wiederherstellung des Wimperapparates, des Peristoms, der kontraktilen Vakuole und der sonstigen Organisation schlecht bestellt zu sein. Es wird beschrieben, wie sich degenerative Veränderungen am Körper bemerkbar machen und das Cytoplasma einem blasigen Zerfall unterliegt (Fig. 21), worauf die Teilstücke allmählich zugrunde gehen. Dafür wird von jenen älteren Beobachtern (Gruber, Balbiani, Nussbaum, Verworn) das Fehlen des Kernes verantwortlich gemacht. Völlig kernlose Teilstücke von *Bursaria* regenerieren nach Lunds Beobachtungen niemals, während Stücke, die nur einen ganz geringen Teil des Makronucleus enthalten, dazu befähigt sind.

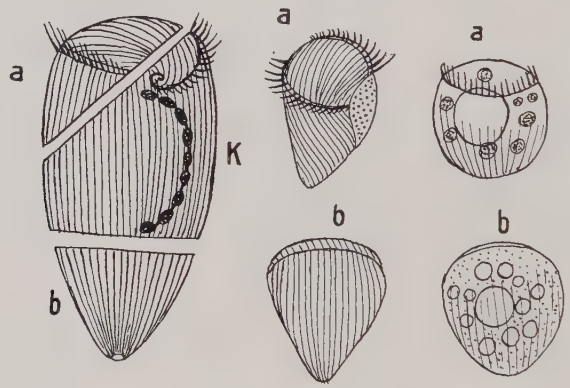


Fig. 21. Stentor durch einen schrägen und einen Querschnitt in ein kernhaltiges und zwei kernlose Stücke zerlegt (*a*, *b*); die beiden letzteren in Aus- und Rückbildung (nach A. Gruber)

Auffallend blieb bei alledem immerhin, daß, ähnlich wie es vorher schon für die Amöben festgestellt wurde, kernlose Stücke von Infusorien doch recht lange leben und ersatzfähig sein können, wie schon Balbiani an einem solchen nach Verlauf von 34 Stunden die Neubildung des Cytostom und Cytopharynx beobachtete. Solche Feststellungen wiederholten sich und Prowazek fand, daß kernlose Stücke von Stentoren Nahrung aufnahmen, nachdem das Peristom hergestellt war, daß Kotabgabe erfolgte, die kontraktile Vakuole arbeitete usw. Trotzdem ist auch in solchen Fällen von einer völligen

Wiederherstellung nicht die Rede; überdies besteht die Möglichkeit des Vorhandenseins von Kernsubstanz in einer verteilten und nicht leicht nachweisbaren Form, sei es, daß sie vom Kern an das Cytoplasma abgegeben wurde oder bei seiner Zerteilung dahin gelangte. Auch an eine Nachwirkung des Kerns hat man gedacht. (A. Gruber, Verworn, Prowazek, Ishikawa, Sokoloff 1924). Sie konnte besonders für solche Teilstücke in Frage kommen, die von den in Teilung begriffenen Individuen gewonnen wurden und bei denen der Einfluß des Kernes ein größerer sein mag als unter gewöhnlichen Verhältnissen (C. L. Moore, 1925). Wenn kernlose Stücke von Stylonychia mit dem Hauptstück in Verbindung bleiben, so macht sich der Einfluß des Kerns durch ein besseres Regenerationsvermögen solcher Stücke bemerkbar (Ishikawa), welches Verhalten an das vorher besprochene der pflanzlichen Zellen erinnert (S. 16).

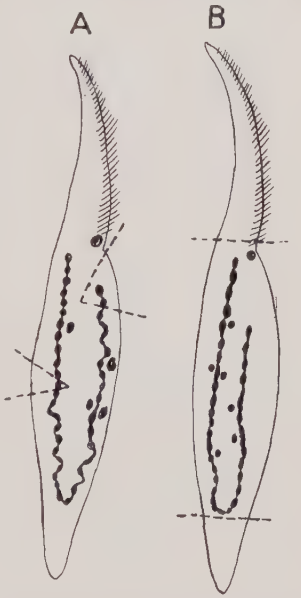


Fig. 22.
Dileptus anser, *A* Schnittführung (gestrichelt) zur Gewinnung zweier seitlicher kernhaltiger Teilstücke, *B* Abtrennung eines vorderen und hinteren kernlosen Teilstückes (nach Sokoloff)

Begreiflicherweise spielt auch hierbei die Höhe der Differenzierung der betreffenden Teilstücke und damit ihre Lage im Körper eine Rolle; so erweisen sich (nach Stevens) kernlose Teilstücke aus der vorderen Körperregion von *Stentor* regenerationsfähig, indem sie das Peristom neubilden, wozu kernlose Stücke der hinteren Region nicht befähigt sind. Bei dem vorerwähnten *Dileptus anser* macht das gestreckte kernlose Vorderstück, wenn abgeschnitten (Fig. 22 *B*), nur einen recht geringen Versuch zur Regeneration; dieses wie das ebenfalls kernlose Endstück muß als regenerationsunfähig bezeichnet werden (Sokoloff). Übrigens führen auch die Untersuchungen der neueren Forscher, soweit sie sich mit der Frage beschäftigten, zu dem Ergebnis, daß kernlose Teilstücke zwar eine gewisse Regulation ihrer Gestalt und Struktur erfahren können, daß sie aber den Regenerationsprozeß doch nicht zum Abschluß bringen und schließlich zugrunde gehen (Sokoloff 1924, Dembowska 1925, Moore 1924, Schmähl 1926). Welcher Art die vom Kern ausgehende

Beeinflussung ist, muß einstweilen unentschieden bleiben. J. Loeb sah die Ursache, aus welcher kernlose Teilstücke nicht regenerieren, darin, daß der Kern für die Oxydationsprozesse nötig sei. Bei seinem Fehlen wurden diese veringert oder gänzlich verhindert, wodurch nicht nur die Regeneration, sondern auch die Lebensvorgänge unmöglich wurden.

Bei der Beurteilung des Einflusses, welchen der Kern auf die Regenerationsvorgänge ausübt, handelt es sich in der Hauptsache um den Großkern oder seine Teilstücke. Die Kleinkerne (Nebenkerne, Mikronuclei) fanden schon deshalb weniger Beachtung, weil man ihnen mit Recht eine andere Bedeutung zuschreibt, nämlich die Funktion als Geschlechtskerne (bei der Konjugation), während der Makronucleus für die gewöhnlichen (vegetativen) Verrichtungen der Zelle in Frage kommt. Außerdem sind die Kleinkerne schwer zu erkennen und häufig von den übrigen Einschlüssen des Cytoplasmas kaum zu unterscheiden, also besteht die Möglichkeit, daß sie, ohne wahrgenommen zu werden, in ein „kernloses" Teilstück verschlagen oder von vornherein darin enthalten sind. Daß sie in solchem Fall nukleären Einfluß ausüben und Regenerationsfähigkeit wie Lebensdauer solcher angeblich kernloser Teilstücke daraus erklärlich sind, ist jedenfalls nicht unmöglich. Ältere Beobachter, wie Balbiani, neigten allerdings nicht dieser Annahme zu, sondern erklärten schon damals die Mikronuclei als bedeutungslos für die gewöhnlichen Lebensvorgänge. Das ist wohl im ganzen auch die Meinung der neueren Autoren, die sich mit dem Verhalten des Mikronucleus bei der Regeneration beschäftigten, indem Lewin zwar eine Vermehrung der Anzahl der Mikronuclei in Teilstücken von *Stylonychia* festzustellen glaubt und an gewisse Beziehungen zwischen ihnen und dem Cytoplasma denkt, wenn er auch ihren Einfluß auf die Regulationsvorgänge nicht annimmt und sie überhaupt als unabhängig von den übrigen Zellbestandteilen betrachtet. Das dürfte sich durch die von Hewitt an *Pleurotricha* ausgeführten Untersuchungen bestätigen, wonach eine Vermehrung der Mikronuclei bei Zerteilung überhaupt nicht stattfindet oder, falls dennoch wahrnehmbar, rein mechanisch als Folge der Operationstechnik entstanden ist. Lund sagt allerdings von *Bursaria*, daß alle regenerierenden Stücke von den gewöhnlich vorhandenen 9—15 Mikronuclei vermutlich einige oder einen enthielten, fügt jedoch hinzu, daß dieser Punkt wegen ihrer geringen Größe schwer zu entscheiden sei. Auch Schmähl (1926) nimmt für

dasselbe Infusor das Vorhandensein der Mikronuclei in den Teilstücken an, macht es jedoch wahrscheinlich, daß sie ohne Gegenwart von Resten des Makronucleus für die Einleitung und Ausführung der Regeneration nicht genügen.

Desgleichen ist D. B. Young (1922) nach seinen an *Uronychia* ausgeführten Untersuchungen der Meinung, daß die Fähigkeit des Ersatzes verlorener Teile bei diesem hypotrichen Infusor nicht von dem Vorhandensein der Mikronuclei abhängt. E. L. Moore (1924) stellte zwar in den Teilstücken von *Spathidium* und *Blepharisma* das Vorhandensein der Mikronuclei fest, betont jedoch ganz ausdrücklich, daß sie mit der Formregulation der Teilstücke nichts zu tun haben und zwar auch nicht indirekt, indem sie etwa einen neuen Makronucleus zu bilden imstande waren, denn auch diese Fähigkeit besitzen sie nicht.

Dembowska (1926) hingegen betont ausdrücklich, daß nur solche Teilstücke der von ihr untersuchten hypotrichen Infusorien regenerieren, die auch einen Mikronucleus enthalten. Einen gewissen, allerdings nicht sehr weitgehenden Einfluß schreibt auch C. F. Taylor (1924) dem Mikronucleus zu, den er bei *Euplotes patella* mittels einer Mikropipette aus dem Tier entfernte. Dann machten diese Tiere nie mehr als zwei Teilungen durch und blieben auch nicht länger als 5 Tage am Leben. Neu zu bilden vermochten sie den Mikronucleus jedenfalls nicht. Immerhin scheinen diese Ergebnisse darauf hinzuweisen, daß der Mikronucleus bei *Euplotes* keine ausschließlich germinative Rolle spielt.

Alle diese zum Teil übereinstimmenden, zum Teil aber auch recht widersprechenden Angaben lassen es als wünschenswert erscheinen, daß nach dieser Richtung neue Untersuchungen in möglichst systematischer Weise angestellt werden, um die Bedeutung des Mikronucleus für die Regenerations- und Teilungsvorgänge nach Möglichkeit zu klären.

d) Superregeneration und Mehrfachbildungen

Wenn bei unbeabsichtigter oder absichtlicher Verletzung eines Infusors (während seines Lebenslaufes oder beim Experiment) die Wundheilung und Wiederherstellung des Fehlenden nicht in der gewöhnlichen Weise verläuft, so können recht verschiedenartige, von der Norm abweichende Bildungen zustande kommen. Solche werden gelegentlich im Freien angetroffen und noch öfter bei Regenerationsversuchen erzielt. Beim bloßen Anschneiden eines

Stentors vorn oder hinten können die Spalthälften die Wunde jede für sich zum Ausheilen bringen und dann kommt es zu Doppel- und Mehrfachbildungen, wie sie als Stentoren mit doppeltem Peristom oder zwei Fußenden schon von Gruber, Balbiani und Prowazek beschrieben wurden. Stevens und Ishikawa erzielten ebenfalls solche Doppeltiere, die übrigens vorübergehender Natur sein können, in-

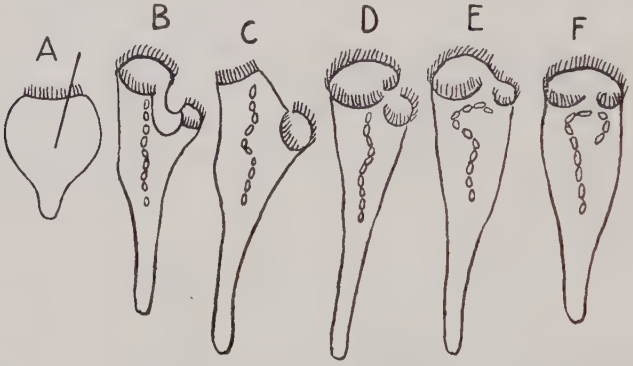


Fig. 23. *A — F* Entstehung und Ausgleichung einer Doppelbildung. Vereinigen des kleineren mit dem größeren Peristomfeld bei *Stentor coeruleus*; bei *A* Angabe der Schnittführung (nach H. Ishikawa)

dem sich das kleinere dem größeren Peristom nähert und sich schließlich mit ihm vereinigt (Fig. 23) und das Tier seine frühere normale Gestalt wieder annimmt, ein weiteres Beispiel für die vorher (S. 22 ff.) besprochenen mit der Regeneration verbundenen Umgestaltungen.

Doppelmonstra mit zwei Peristom- und Fußenden können recht eigenartige Formen annehmen und außerdem noch Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der beiden Teilhälften zeigen (Fig. 24 *B*). Solche Tiere vermögen sich unter Umständen in ihre beiden Bestandteile zu trennen und auf diese Weise zwei normale Tiere zu liefern (Stevens). Bei einem schräg neben dem Peristom angeschnittenen Stentor kam es zu einer unvollstän-

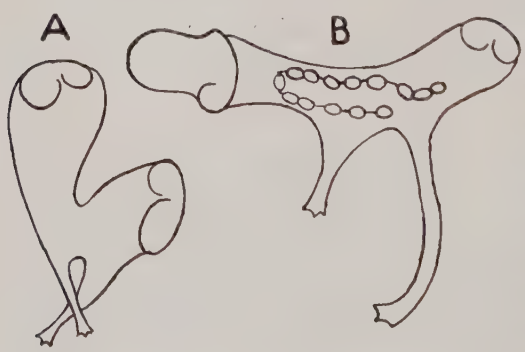


Fig. 24. Doppeltier von *Stentor coeruleus* mit zwei Peristom- und zwei Fußenden (nach N. M. Stevens)

digen Abspaltung (Fig. 25 *A*) und infolgedessen zu einer unregelmäßigen Peristombildung in der Nähe des Fußendes (Fig. 25 *B*). Auf diesem Wege kann wohl schließlich eine Peristombildung am aboralen Ende zustande kommen, wie sie von Balbiani beobachtet und von Prowazek als Heteromorphose bezeichnet wurde. Solche Heteromorphosen mit vollständiger Umkehrung der Polarität, wie auch andere abweichende Formen und Doppelbildungen erzielten ebenfalls E. J. Lund (1917/18) und O. Schmähl (1926) bei den Regenerationsversuchen an *Bursaria*.

Die Ausbildung monströser Formen beruht außer auf der Art der Verwundung (Schnittrichtung) und anderen Ursachen auch auf der Körperregion, in welcher die Verletzung erfolgte, denn wie wir vorher (S. 25) hörten, ist die Regenerationsfähigkeit in den einzelnen Körperpartien eine verschiedene. Das trifft auch für *Paramecium* zu. Bei der künstlichen Zerteilung treten außer normal regenerierenden auch solche Parameeien auf, die doppelt so groß oder noch größer und von unregelmäßiger Gestalt sind (Calkins, Peebles). In dieser Beziehung wurden von Calkins höchst merkwürdige Formen erzielt, teils Individuen von recht abweichender Gestalt, teils durch Fortsetzung der Teilung ohne nachfolgende Abtrennung ganze Komplexe unvollständiger Individuen mit entsprechend zahlreichen (bis zu 14) Mundöffnungen, einer Anzahl kontraktiler Vakuolen, Kernen usw. (Fig. 26). Von einem solchen Plurimonstrum lösen sich einzelne ganz normale Tiere ab; die Trennungsunmöglichkeit besteht also nicht für alle in dem Komplex enthaltenen Individuen. Wo der Anstoß zu diesen höchst auffallenden Mehrfachbildungen liegt, ist schwer zu entscheiden, wenn es auch das nächstliegende ist, die gestörten Beziehungen zwischen Kern und Cytoplasma in erster Linie verantwortlich zu machen. Mehrfachbildungen, die hieran erinnern, für die aber natürlich ganz andere Ursachen in Frage kommen, werden wir später von den Metazoen kennen lernen (vgl. Kap. 15).

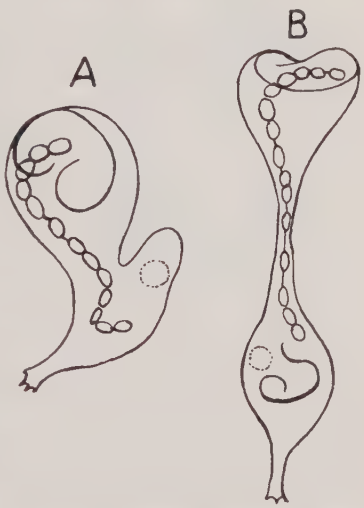


Fig. 25. *Stentor coeruleus* nach Spaltung des Vorderendes und Ausbildung eines unregelmäßig gestalteten Peristoms in der Nähe des Hinterendes (nach N. M. Stevens)

Eine besondere Art der Doppelbildung erhielt Schmähl (1926) bei seinen Versuchen an *Bursaria truncatella* insofern es die Schnittführung mit sich brachte,

Fig. 26. *Paramecium caudatum*. *A* Schnittführung, *B* hinteres Teilstück, *C* dessen ungleichartige Teilung, *D* und *E* das daraus entstandene vollständige und unvollständige Individuum, *F* Teilungsversuch von *E*, *G* ebenso und *H* das davon abgetrennte normale Tier, *J* das aus *G* entstandene monströse Tier mit zwei in Ablösung begriffenen Paramecien und Knospen am 6. Tage nach der Operation, *K* dasselbe am 9. Tage, *L* am 13. Tage, *M* davon abgelöstes Tier, *N* am 14. Tage mit einer größeren Zahl Knospen, Mundöffnungen, kontraktilen Vakuolen usw. (nach Calkins)

daß einzelne Teilstücke des Infusors zwei getrennte Reste des Makronucleus enthielten, die sich jeder für sich ergänzten, wodurch aus den betreffenden Teilstücken Individuen mit je zwei Hauptkernen hervorgingen.

2. Kapitel

Verlust und Ersatz von Teilen des Pflanzenkörpers

Wenn von Regeneration die Rede ist, dürfen auch die entsprechenden Vorgänge bei den Pflanzen nicht ganz unberücksichtigt bleiben, zumal sie uns zeigen, wie der pflanzliche Organismus bemüht ist, den Ersatz der verloren gegangenen Teile auf eine von der bei den Tieren üblichen Methode abweichenden Weise zu bewerkstelligen. Bei den Tieren sehen wir die Neubildung der verlorenen Teile von der Wundstelle ausgehen; die Pflanze zieht wenn nicht entferntere, so doch nicht eigentlich zur Wunde in Beziehung stehende, häufig schon vorhandene Anlagen dafür heran. Ein an den Haarwechsel der Säugetiere und die Mauserung der Vögel erinnerndes, uns sehr geläufiges, weil höchst anschauliches und immer wiederkehrendes Beispiel „physiologischer Regeneration" ist der Laubfall und Blattersatz der höheren Pflanzen. Dabei lösen sich die Blätter ab und hinterlassen am Zweig eine Narbe, um den von bereits vorhandenen Anlagen (Blattknospen) ausgehenden neuen Blättern Platz zu machen. Die Anlagen sind auch in diesem Fall unabhängig von der Wunde oder Narbe, so daß der Vorgang in dieser Beziehung mit den vorher damit verglichenen Erscheinungen bei den Tieren keine Übereinstimmung zeigt, denn die Anlagen der neuen Haare und Federn bei Säugetieren und Vögeln entstehen im engen Zusammenhang mit den Keimen der abfallenden Teile (vgl. Kap. 4 S. 99ff.). Höchstens ließen sich Beziehungen darin finden, daß bei dieser Art physiologischer Regeneration die Anlagen der neuen Teile neben den alten bereits vorhanden sind und nur zur Entfaltung gebracht zu werden brauchen. Darin liegt eine gewisse Ähnlichkeit mit den ruhenden Knospen der Pflanzen.

Nun gibt es aber auch bei den Pflanzen einen Ersatz verlorener Teile von der Wundstelle aus, der allerdings wenig verbreitet ist. Die betreffenden Bildungen lassen sich schon eher mit der

reparativen Regeneration der Tiere vergleichen, wenn auch hier wie dort das Vorhandensein indifferenter, ohne weiteres neubildungsfähiger Elemente nicht auszuschließen ist. Jedenfalls empfiehlt es sich zunächst, die eigentlichen Regenerationsvorgänge von denen der „Reproduktion" zu trennen, wie sie Pfeffer (1904) nannte. Bei letzterer wird der Ersatz durch Neubildung, Auswachsen von Anlagen und dergleichen bewirkt, während bei der echten Regeneration oder Reparation die verlorenen Teile eines Organs von diesem selbsttätig wieder hergestellt werden. Andere Botaniker sprechen im letzteren Sinn von Restitution, doch wird das Wort auch in allgemeinerer Bedeutung gebraucht. „Restitution ist diejenige Form der Regeneration, welche die Wirkung des Traumas völlig aufhebt und den verletzten Organismus in allen Beziehungen zu dem Status quo ante zurückbringt; durch sie wird der verwundete Organismus wieder ad integrum restituiert" sagt E. Küster (1925). Da er hinzufügt, Beispiele für sie sind selten, so ist damit offenbar die Regeneration im engeren (Reparation) Sinn gemeint, während Jost (1923) die Ersatzvorgänge allgemein unter dem Begriff der Restitution behandelt. Er unterscheidet:

1. Wiederbildung, wenn das verlorene Organ an gleicher Stelle gebildet wird,

2. Neubildung, wenn in der Nähe des verlorenen Organs ein neues entsteht,

3. Neuentfaltung, wenn eine ruhende Organanlage durch den Verlust zum Austreiben veranlaßt wird.

Außer auf die Lagebeziehung der Neubildung zur Wundfläche legt Linsbauer (1917) noch auf die Art ihres Zustandekommens Gewicht, indem er an Driesch etappenweise Entstehung denkt: 1. Bereitstellung des indifferenten Zellenmaterials, 2. Differenzierung der Organanlage, 3. Ausgestaltung der Anlage. Dementsprechend unterscheidet er drei Hauptformen der Organregeneration als primäre, sekundäre und tertiäre Regeneration.

Die primäre Regeneration durchläuft alle drei Stufen z. B. wenn eine Dauerzelle oder ein Komplex von Kalluszellen den Ausgangspunkt bildet, also erst indifferentes Material von embryonalem Charakter hergestellt wird. Wenn dieses Anfangsstadium übersprungen wird, das heißt bereits indifferentes Zellenmaterial als Ausgang für die Neubildung zur Verfügung steht, so liegt sekundäre Regeneration vor. Dagegen beschränkt sich die tertiäre Regeneration darauf, eine bereits vorhandene ruhende Anlage zur

weiteren Entwicklung (durch Beseitigen einer Entwicklungshemmung) anzuregen.

Aus alledem ist zu ersehen, daß die Erscheinungen in ihrem Zusammenhang noch nicht genügend geklärt und vorläufig nicht recht gegeneinander abzugrenzen sind. Als die für die Pflanzen besonders typischen Erscheinungen sollen diejenigen Ersatzvorgänge vorausgeschickt werden, bei denen die Lieferung des neuzubildenden Materials von ruhenden Knospen oder sonstigen Reservekomplexen ausgeht, das heißt die sogenannten Reproduktionsprozesse (nach Pfeffer), denen wir (mit Winkler und Ungerer) die Reparationsvorgänge gegenüber stellen.

1. Die Reproduktion bei den Pflanzen

Es ist eine von den höheren Pflanzen allgemein bekannte Erscheinung, daß sie nach Verlust kleinerer wie größerer Teile, unter Umständen des gesamten oberirdischen Vegetationskörpers in der Lage sind, ruhende Knospen in Tätigkeit zu setzen und das Verlorene wieder neu zu bilden. „Jeder Baum besitzt (namentlich im unteren Teil der Jahrestriebe) tausende von schlummernden Knospen, die bei ungestörtem Verlauf der Vegetation überhaupt nicht zur Entwicklung gelangen, aber kürzere oder längere Zeit hindurch entwicklungsfähig bleiben und bei Verletzung des Baumes auch wirklich austreiben, also Organreserven darstellen, die unter bestimmten Umständen mobilisiert werden.“ Es ist ein gewöhntes Bild, am Stumpf eines abgeschlagenen Pappelstammes rings um den Rand einen Kranz junger Triebe hervorsprossen zu sehen. Aber nicht nur Sprosse entstehen auf diese Weise, sondern auch Wurzeln, wofür die vom Pflanzenkörper losgelösten, mit Erfolg eingepflanzten und bewurzelten Zweige vieler Gewächse den Beweis liefern, der überdies in der Stecklingskultur seine nutzbringende Verwendung findet.

Abgesehen von den Fällen, in denen ganze Zweige oder sonstwie beträchtliche Teile vom Pflanzenkörper abgetrennt und ersetzt werden, bietet der Ersatz des Hauptsprosses am Koniferenstamm ein ebenso bekanntes wie lehrreiches Beispiel. Er kann nicht nur durch allmähliches Aufrichten eines der annähernd horizontal gestellten, dabei vom dorsoventralen in den radiären Bau übergehenden Seitenzweige, sondern auch durch Auswachsen eines neuen Hauptsprosses von den Adventivknospen des stehengebliebenen Restes ersetzt werden, wie dies bei der Auracarie geschieht, während sich

der andere Vorgang z. B. bei der Tanne und Fichte leicht beobachten läßt.

Wieder auf etwas andere, ebenfalls sehr lehrreiche Weise wird der Ersatz verloren gegangener Teile z. B. von *Aconitum napellus* bewirkt, wie aus Goebels Darstellung zu entnehmen ist. Die ausdauernde Staude des Eisenhuts bildet im Frühjahr am Grunde des austreibenden Sprosses die Anlage für die Pflanze des nächsten Jahres in Gestalt einer Seitenknospe, die einer rübenförmig verdickten Wurzel aufsitzt. Wird die Knospe mitsammt der Wurzel entfernt, so bildet sich eine andere sonst nicht zur Entwicklung gelangende in ähnlicher Weise aus. Desgleichen erfolgt bei unseren

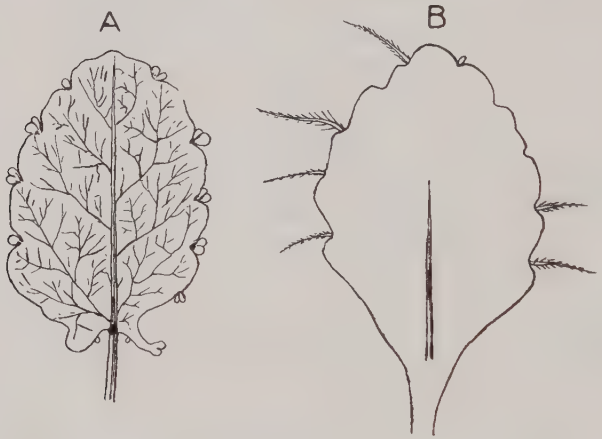


Fig. 27. *A* Blatt von *Bryophyllum crenatum*, *B* von *Br. calycinum*, beide von der Pflanze abgetrennt, *A* mit den Blattanlagen, *B* mit den (vor den Blattanlagen auftretenden) Wurzeln (nach Goebel)

Erdorchideen die Bildung einer neuen Knolle, wenn die junge, für das nächste Jahr bestimmte Knolle rechtzeitg entfernt wird. „In beiden Fällen wird die Entwicklung eines anderen, sonst ruhenden Vegetationspunktes angeregt und in bestimmte, durch Periodizität der Organbildung bestimmte Bahnen gelenkt“ (Goebel).

Die Vegetationspunkte, aus denen die Neubildungen hervorgehen, sind häufig sehr klein und ganz verborgen, so daß sie sich schwer auffinden lassen; zuweilen bestehen sie nur aus einem kleinen Zellenkomplex oder wenigen Zellen, wenn sie nicht gar von einer einzigen Zelle aus entstehen. Nicht selten sind sie an Stellen vorhanden, wo man sie nicht vermuten sollte, z. B. an den Blättern mancher Pflanzen, welche infolgedessen wie die *Farne*, *Begonien*,

Bryophyllum, *Drosera*, *Nymphaea*, *Cardamine*, *Nasturtium* und andere die Fähigkeit haben, neue Sprosse zu treiben, was unter gewissen Umständen an der Pflanze selbst, gewöhnlich aber erst dann geschieht, wenn sie von ihr abgetrennt werden (Fig. 27—30). Die Anlagen selbst pflegen aus den angegebenen Gründen zunächst nicht sichtbar zu sein und treten erst allmählich hervor. Ein gutes Beispiel dafür liefert das schon längst durch seine Sproßbildung an den Blättern bekannte *Bryophyllum* ebenso wie die Begonien. An

Fig. 28. Blattstecklinge von *Torenia asiatica*. *A* mit Sprossen über Haupt- und Seitennerven, *B* mit Sprossen am Stielgrund, Stiel- und Blattspreite, sowie mit einem größeren blütentragenden Sproß (nach H. Winkler)

fleischigen Blättern des ersteren werden bereits in sehr jugendlichem Zustand in den Kerben des Blattrandes die Sprosse angelegt, an denen später in Form einer Spaltung die beiden ersten Blättchen sichtbar werden (Fig. 27 *A*). An der Pflanze selbst gelangen die Sprosse für gewöhnlich nicht über die erste Anlage hinaus und pflegen erst in die Weiterentwicklung einzutreten, wenn das Blatt abgetrennt wird. Dann kommt es auch zur Ausbildung der Wurzeln (Fig. 28 und 29) und wenn das Blatt in günstige Bedingungen gelangt, wachsen Wurzeln und Sprosse weiter aus, so daß auf diesem Wege neue Pflänzchen entstehen.

Um noch einen charakteristischen Fall herauszugreifen, sei das Verhalten der Hyazinthe gewählt. Abgeschnittene in feuchten Sand gesteckte Blätter oder Blattstücke zeigen schon nach etwa 12 Tagen beginnende Wurzelbildung und nach Verlauf von 2 Monaten pflegen fast alle kultivierte Blätter Wurzeln und einzelne Zwiebeln aufzuweisen, deren Zahl sich dann vermehrt (Fig. 30). Die Wurzeln

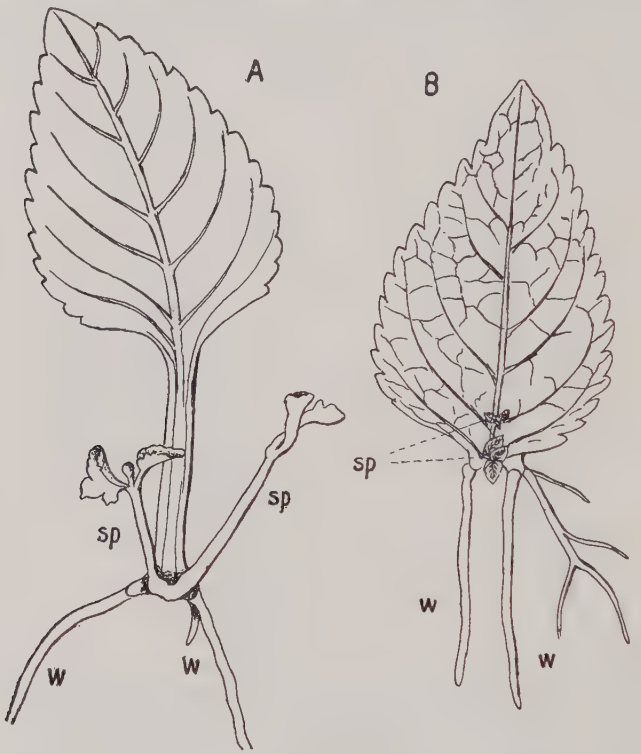


Fig. 29. *Torenia Fournieri*, Blätter mit Adventivsprossen (*sp*) und Wurzeln (*w*) am Grunde des Blattstieles (*A*) und (*B*) nach dessen Entfernung am Grunde der Blattspreite (nach Goebel)

entspringen nach Stingls Angabe aus der Schnittfläche, die Zwiebeln hingegen an der (morphologischen) Oberseite, nur selten an der Unterseite des Blattes. Weitere Beispiele von Adventivbildungen an abgelöst kultivierten Blättern finden sich bei Stingl, der 114 Arten aus 51 Familien der Phanerogamen auf dieses Verhalten untersuchte und die Zahl (65) der dafür bekannten Arten um weitere vermehren konnte.

Bei den Farnen findet die Fähigkeit der Blätter zur Knospenbildung eine sehr geeignete Verwendung, indem die Knospen an der

Spitze des Blattes auftreten und dieses außerdem (unter Aufgeben der Fiederung) eine starke Streckung erfahren kann, wodurch die Berührung mit dem Boden erleichtert und die Ausbildung des später selbständig werdenden Pflänzchens befördert wird (Fig. 31, W. Kupper).

Gewöhnlich liegen die Vegetationspunkte in der Nähe der Blattrippen, brauchen jedoch nicht immer Beziehungen zu Stiel und Blattgrund aufzuweisen, wie das Verhalten von *Bryophyllum* zeigt. Bei *Torenia asiatica*, einer Scrophulariacee, sind Vegetationspunkte sowohl am Stielgrund wie an der Spitze, aber auch an beliebigen Punkten der Blattspreite in größerer Anzahl vorhanden (H. Winkler). Sie werden durch rasch aufeinanderfolgende Teilungen der Epidermiszellen an der Blattoberseite gebildet, wobei sich anscheinend nur einige wenige Zellen beteiligen. Die Bildung braucht aber auch nur von einer einzigen Zelle auszugehen, wie dies von den Adventivsprossen mancher Begonienblätter bekannt ist. Allmählich erheben sich die durch Zellvermehrung vergrößerten Sprosse über die Oberfläche der Blattspreite oder des Blattstiels und gelangen zu weiterer Ausbildung, wobei einzelne Sprosse den anderen vorauseilen, so daß die nicht selten in großer Zahl (bis

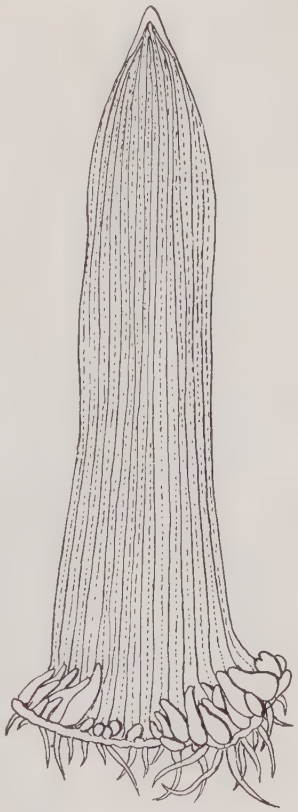


Fig. 30. Abgeschnittenes und kultiviertes Blatt von *Hyacinthus orientalis* mit Wurzel- und Zwiebelbildung an der Basis (nach Stingl)

Fig. 31. Am Grunde gefiedertes, nach der Spitze zu lang ausgezogenes Blatt von *Aspidium Krugii* mit dem jungen Pflänzchen an der Spitze (nach W. Kupper)

zu 100) vorhandenen Sproßanlagen eine sehr verschiedene, zum Teil weit fortgeschrittene, zum Teil nur sehr geringe Ausbildung zeigen (Fig. 28 u. 29).

Das Verhalten solcher Blätter wie derjenigen von *Torenia* ist deshalb von besonderem Interesse, weil es die Sproßanlagen an ganz verschiedenen Stellen und auch nur aus ganz wenigen, wenn nicht aus einer einzigen Zelle hervorgehend zeigt. Es frägt sich, ob es im Meristemzustande befindliche, das heißt embryonal gebliebene Zellen sind, welche die Anlagen liefern oder ob eine Rückdifferenzierung bereits spezialisierter Zellen stattfindet, wie sie für die Wundheilung angenommen wird. Diese Möglichkeit soll auch hier vorhanden sein, denn nach H. Winkler entstehen bei *Drosera capensis* an beliebigen Punkten der Blattoberseite Vegetationspunkte und Sprosse durch Teilung aus normal differenzierten Epidermiszellen. Auffällig erscheint es dann allerdings, daß bei den zum Hervorbringen von Sprossen befähigten Blättern dieses häufig an bestimmte Stellen wie an den Blattgrund oder an den Verlauf der Blattnerven gebunden ist (Fig. 28 u. 32), das heißt an solche Stellen, an denen vermutlich die Ausbildung und Differenzierung der Blattgewebe erst am spätesten erfolgt und wo dementsprechend noch am ehesten embryonal gebliebene Zellenkomplexe zu vermuten sind. Doch brauchen es auch bei solchen Blättern nicht allein die für die Neubildungsvorgänge bevorzugten Stellen zu sein, welche die Adventiv-

Fig. 32. Oberer Teil eines Blattes von *Cardamine pratensis* mit spontan ausgebildeten Adventivsprossen und Anlagen von solchen an den mit dunklen Punkten bezeichneten Stellen (nach Goebel)

sprosse liefern, sondern diese können (so bei *Cardamine pratensis*) außer einem Komplex von Meristemzellen am Grund der Fiederblättchen auch gewissen Ansammlungen von sogenanntem Dauergewebe entstammen, welches sich an den Blattnerven, meist an deren Gabelungsstelle vorfindet (Fig. 32). Dieses „Dauergewebe" kann einen embryonalen Charakter bewahren, wie es überhaupt schwierig sein dürfte, die verschiedenartigen, den Vegetationspunkten ihren Ursprung gebenden Zellen gegen einander abzugrenzen (Goebel).

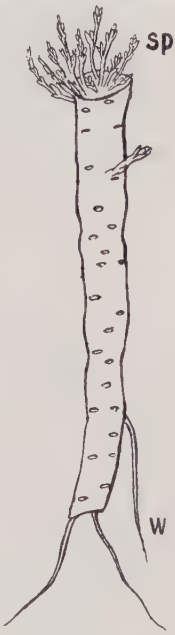


Fig. 33
Abgeschnittenes Stück einer Pappelwurzel (*Populus dilatata*) in normaler Stellung, an der oberen Wundfläche Sprosse (*sp*), an der unteren die Wurzeln (nach Vöchting)

Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß Auftreten, Entwicklung und weitere Ausbildung der Sprosse und Wurzeln, welche die verlorengegangenen Teile ersetzen sollen, von mancherlei äußeren und inneren Umständen abhängen, z. B. von der Temperatur, Belichtung und Ernährung, vom Alter und Fortpflanzungszustand, ebenso von der Gegend des Pflanzenkörpers, dem der zu ersetzende Teil angehört oder von der Lage und Richtung, die er einzunehmen hat (Polarität, Schwerkraftwirkung usw.). Diese und andere Faktoren spielen eine wichtige Rolle für die Möglichkeit und die Art des Vollzuges, den der Ersatz findet. Sie sind durch die ausgedehnten Versuche von Vöchting, Goebel, Winkler und anderen geprüft und von Barfurth, Morgan, Goebel, Küster und Ungerer zusammengefaßt worden. Wo es zum Vergleich mit den bei den Tieren obwaltenden Verhältnissen nötig erscheint, wird darauf zurückzukommen sein; im übrigen können diese Vorgänge in einem vorwiegend der Regeneration der Tiere gewidmeten Buch keine eingehendere Behandlung finden.

Eines Punktes muß jedoch in Verbindung mit den vorher besprochenen Erscheinungen gedacht werden, weil durch ihn die Verschiedenheit in der Art des Ersatzes am Pflanzen- und Tierkörper besonders klar hervortritt; das ist die Bildung neuer Sprosse und Wurzeln vom Kallus aus. An der Abtrennungsfläche von Zweigen oder anderen Pflanzenteilen pflegt ein Wundgewebe zu entstehen, das sich zunächst aus ziemlich gleichartigen Zellen zu-

sammensetzt und allmählich zu einem beträchtlichen Umfang heranwachsen kann. Es ist der Kallus, von dem weiterhin noch ausführlicher die Rede sein wird. Aus ihm können je nachdem Sprosse oder Wurzeln hervorgehen (Fig. 33). Insofern es die Wundfläche ist, an der das geschieht, läßt sich der Vorgang mit der tierischen Regeneration vergleichen, aber ein sehr auffallender Unterschied tritt sofort hervor, indem die neuentstehenden Sprosse oder Wurzeln längst nicht den Umfang der Wundfläche zeigen, sondern einen viel geringeren, so daß eine ganze Anzahl von ihnen darauf Platz hat (Fig. 33 u. Fig. 307, Kap. 17). Der Vorgang erklärt sich daraus, daß im Wundgewebe eine Anzahl Vegetationspunkte auftrat, wie

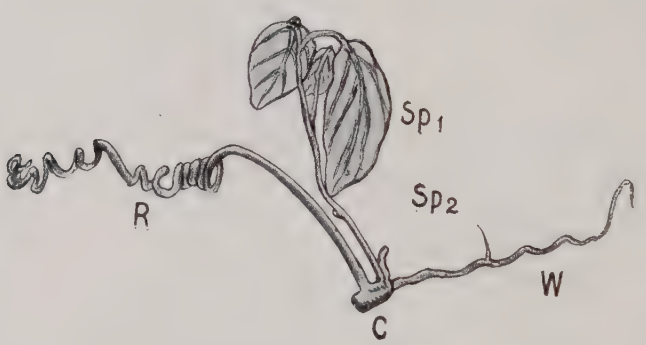


Fig. 34. Ranke (*R*) von *Passiflora coerulea*, im Oktober abgetrennt, Zustand im Juni mit 2 Sprossen (*Sp*) und einer Wurzel (*W*), vom basalen Kallus (*C*) ausgehend (nach H. Winkler)

wir sie vorher unter anderen Bedingungen kennen lernten und daß sie innerhalb des Wundgewebes zu jenen Neubildungen führten.

Wie es mit den Beziehungen der Vegetationspunkte zu dem Wundgewebe steht, das heißt ob dessen Zellen den Ausgangspunkt bilden können oder ob besondere (embryonale) Elemente dafür vorhanden sind, dürfte schwer zu entscheiden sein. Auch ist die Befähigung der Pflanzen oder ihrer Teile hierzu eine sehr verschiedene, wie allgemein bekannt und überdies durch die Versuche der vorher genannten und vieler anderer Forscher bestätigt ist. Einer dieser in verschiedener Richtung bemerkenswerten Versuche H. Winklers sei hier noch angeführt, weil er einen sonst schwer zum Austreiben zu bringenden Pflanzenteil betrifft und trotz dessen offenbar sehr starker Spezialisierung erfolgreich verlief. Es handelte sich um Ranken der Passionsblume, die noch ehe sie eine Stütze gefunden hatten, vom Stock abgeschnitten und in feuchten Sand gesetzt

wurden, wo sie sich spiralig einrollten und verholzten, dabei aber frisch blieben und nach einigen Wochen einen unregelmäßig gestalteten Kallus bildeten. An diesem trat erst spät, nämlich nach Verlauf von 3—4 Monaten, eine Wurzel und wieder einige Monate später auch Sproßbildung auf (Fig. 34). Es ist also hier die Möglichkeit für die Entstehung der beiderlei Gebilde in dem gleichen Wundgewebe vorhanden gewesen. Dieses Verhalten eines weit differenzierten Pflanzenteils erläutert in besonders lehrreicher Weise die Fähigkeit der Wiedererweckung ruhender oder der Neuverwendung indifferenter Elemente. Die Pflanze bedient sich mit Vorliebe und fast immer zum Ersatz verlorengegangener Teile des Reproduktionsverfahrens und dennoch kommen eigentliche, mit denen der Tiere vergleichbare Regenerationsvorgänge bei ihr ebenfalls vor.

2. Die Reparationsvorgänge

A. Reparation bei niederen Kryptogamen (Algen und Pilzen)

Von Reparationsvorgängen an einzelligen Pflanzen war schon vorher die Rede (Kap. 1 S. 14ff.). Bei ihnen wie bei den mehrzelligen Algen können verletzte oder verlorene Teile der Zelle wiederhergestellt und ersetzt werden. Das Ergänzungsvermögen der Zellen geht sehr weit und selbst bei hochstehenden, das heißt zellenreichen und kompliziert gebauten Algen können vom Organismus abgetrennte Zellen ihn wieder vollständig herstellen. Allerdings ist dieses Vermögen nicht unbeschränkt und nicht selten geht die verletzte Zelle auch bei den Fadenalgen zu grunde, worauf benachbarte Zellen den Ersatz übernehmen. So kann bei Verletzung von Algenfäden an der Spitze die nächste unverletzt gebliebene Zelle das Wachstum des verstümmelten Fadens fortsetzen (E. Küster).

Wird bei der Phaeophycee *Sphacelaria fusca* der Sproß in seiner ganzen Breite zerstört, so bereitet sich die unberührt gebliebene Endzelle in kürzester Zeit durch Umwandlung ihrer Protoplasmastruktur zum weiteren Auswachsen und darauf folgender Teilung vor (Fig. 35 *B*, W. Zimmermann 1923). Der Plasmabelag des freien Endes beginnt sich zu verstärken bis er immer umfangreicher wird und eine körnige Beschaffenheit annimmt (Fig. 35 *C* u. *D*). Die Zelle wölbt sich später kuppelförmig vor; sie nimmt immer mehr die Beschaffenheit einer Scheitelzelle an und nach Verlauf von etwa 24 Stunden geht sie in Teilung über (Fig. 35 *D* u. *E*).

Indem bei der Ergänzung der Ersatz des Verlorenen nicht von der Wundstelle aus zu erfolgen braucht, liegt dann eigentlich keine echte Regeneration vor, wie auch bei den höheren Algen der zu leistende Ersatz in das Gebiet der Reproduktion fällt, wenn in deren zellenreichem Thallus vorgebildete Stellen, das heißt Adventivknospenähnliche Zellenkomplexe vorhanden sind, welche den Ersatz der verlorenen Teile übernehmen.

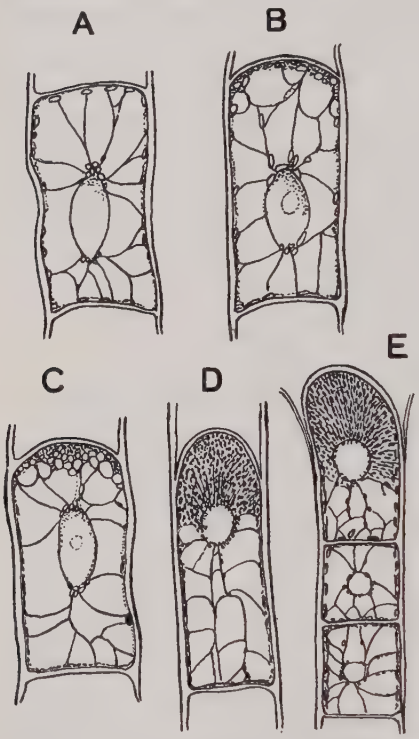


Fig. 35. Die nach Verletzung des Sprosses von *Sphacelaria fusca* auswachsende und sich teilende Endzelle, *A* die unverletzte Zelle unmittelbar nach der Operation, *B—D* Protoplasmaansammlung am Ende, *E* deren Auswachsen und Teilung der (zur Scheitelzelle gewordenen) Zelle (nach W. Zimmermann 1923)

Auch insofern nähern sich die Verhältnisse an dem umfangreichen Thallus der höheren Algen wie etwa der Fucaceen oder Florideen denjenigen der Phanerogamen, als bei Verletzungen, denen sie unter allen möglichen äußeren Umständen (wie Wellenschlag, Tierfraß und anderes) ausgesetzt sind, durch Vermehrung der benachbarten, unverletzten Zellen eine Art Wundgewebe entsteht. Dadurch kommt ein Wundverschluß und auch ein Ersatz verlorengegangener Teile zustande, soweit dieser nicht rascher und erfolgreicher durch Aussprossen von Adventivknospen bewirkt wird.

Echte Regeneration wurde bei Pilzen als Reparation der abgetrennten Hyphenspitzen (*Xylaria arbuscula*) beobachtet. Die weggenommenen Spitzen wurden so vollkommen wiederhergestellt, daß die Wundstelle nicht mehr zu erkennen war. Bei *Phycomyces nitens* entsteht ebenfalls nach den Beobachtungen von P. Köhler an den abgeschnittenen Lufthyphen eine die Wunde abschließende Membran, aus der neue Sprosse hervorgehen, so daß es sich anscheinend nicht nur um eine Wiederherstellung der verlorenen

Teile handelt. Offenbar sind neben den Reparationserscheinungen auch bei den Pilzen ähnlich wie bei den Algen Reproduktionsvorgänge tätig, die sich von jenen unter Umständen nicht ganz leicht unterscheiden lassen. Jedenfalls können abgetrennte Teile wie die Fruchtkörper durch Adventivbildungen ergänzt werden. Aber gerade auch die Fruchtkörper sind einer echten Regeneration fähig, wie durch die älteren Versuche von Brefeld und die späteren von Magnus, Köhler und Weir festgestellt wurde. Wenn der Eingriff nicht allzu störend war, z. B. durch Tierfraß Teile der Hutoberfläche oder des Hymeniums entfernt wurden, wird die Reparation ausgeführt (Köhler). Im übrigen kann (bei *Coprinus* nach Weir) jeder Teil des Hutes und Stiels einen neuen Fruchtkörper bilden, wenn auch die Regenerationsfähigkeit der einzelnen Teile verschieden groß ist.

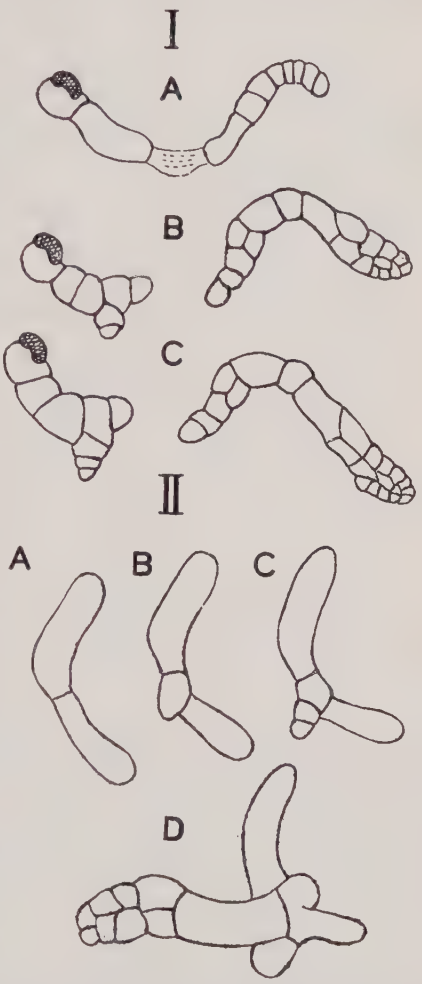


Fig. 36. Prothallium von *Gymnogramme chrysophylla* durch Zerstörung mittlerer Zellen (*I A*) in zwei (*I B* und *C*) regenerierende Teilstücke getrennt, *II A—D* Regeneration zweier Mittelzellen nach Abtrennen der Basis und Spitze (nach K. Linsbauer 1926)

Zellenkomplexe von sehr geringem Umfang, vielleicht sogar einzelne Zellen des Hutes und Stiels von *Coprinus* sollen befähigt sein, den ganzen Organismus wiederherzustellen, ohne daß vorläufig der unbedingt sichere Nachweis dafür erbracht ist (Brefeld, P. Köhler, J. R. Weir). Die Herstellung des ganzen Körpers aus einzelnen Zellen wurde schon vorher nicht nur für die niederen, sondern auch für höherstehende Algen mit komplizierterem Körperbau erwähnt. Eingehendere Angaben über den

Ersatz verlorener Teile bei den niederen Kryptogamen finden sich bei Oltmanns (1923), Ungerer (1919) und Winkler (1913).

B. Die Herkunft des Reparationsmaterials
Kallusbildung

Eine gewisse Übereinstimmung mit dem Reparationsverfahren der Tiere besteht dann, wenn die Zellen an der Wundfläche in Teilung. eintreten und die verlorenen Teile möglichst in der vorherigen Gestalt wiederherstellen. Es wurde schon vorher (S. 56) für die höheren Algen angegeben, daß bei ihnen durch Teilung der in der nächsten Nachbarschaft gelegenen Zellen ein Wundgewebe entsteht.

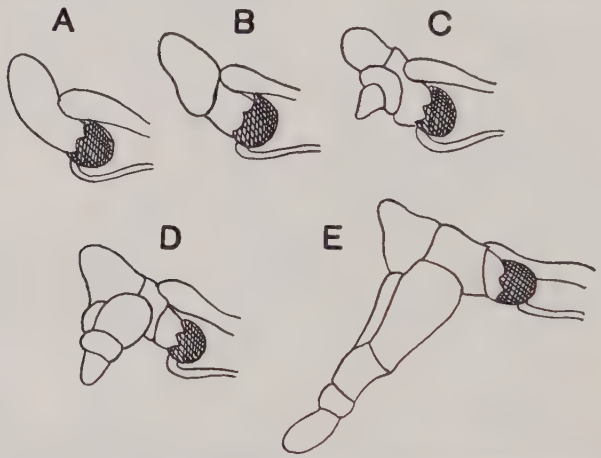


Fig. 37. Regeneration des Prothalliums von *Gymnogramme* beim Übrigbleiben einer einzigen unversehrten Zelle (nach Linsbauer 1926)

Ähnliches dürfte auch für Moose gelten, von denen besonders den Lebermoosen ein großes Regenerationsvermögen zugeschrieben wird. Kleinste Teilstücke aus irgend einer Region des Körpers sind in der Lage, das ganze wieder herzustellen und auch die Laubmoose zeigen in weitgehender Weise die Fähigkeit zur Neubildung verlorener Teile ihres Körpers, doch werden diese Vorgänge größtenteils erst durch die in großer Menge vorhandenen ruhenden Zellenreservate, das heißt als Adventivbildungen ermöglicht.

Allerdings wird die Kennzeichnung als solche dadurch erschwert, daß die meisten Zellen, zumal die subepidermalen, aber auch die in tieferen Schichten liegenden dauernd bildungsfähig bleiben. Diese Zellen lieferten an dem zu $^2/_3$ weggeschnittenen Sporogon des Lebermooses *Anthoceros laevis* nach den neuen, die älteren Beobachtungen von Lang (Annals of Botany 1901) bestätigenden Untersuchungen von H. Bornhagen (1926) Zellwucherungen und daraus hervorgehende Regenerate, die wie ein Krönchen kleiner Lappen dem Sporogonstumpf aufsitzen (Biolog. Zentr.-Bl. 46. Bd. Oktober 1926, bei der Korrektur hinzugefügt).

Auf ungemein einfache Weise vollzieht sich die schon vor langer Zeit von Goebel (1877) untersuchte Regeneration der Farnprothallien (K. Linsbauer 1926). Wird das nur aus einer Zellreihe bestehende, fadenförmige Prothallium von *Gymnogramme chrysophylla* durch Zerstörung einiger mittlerer Zellen unterbrochen, so verhalten sich zwar die beiden Teilstücke entsprechend ihrer abweichenden Beschaffenheit verschieden, entwickeln sich aber infolge bald einsetzender Zellteilungen beide weiter (Fig. 361 *A*—*C*). — Wird sowohl die Basis wie die Spitze des Prothalliumfadens abgetrennt, sodaß nur einige Mittelzellen übrig bleiben, so treten auch diese bald in Zellteilung ein und liefern ein neues Prothallium (Fig. 36 II *A*—*D*.) Sogar eine einzige überlebende Zelle genügt, um das Weiterleben des Pflänzchens zu sichern (Fig. 37 *A*—*E*), wie schon Goebel erkannt hatte, daß jede Zelle des fadenförmigen Prothalliums die Fähigkeit hat, zu einem Adventivsproß auszuwachsen.

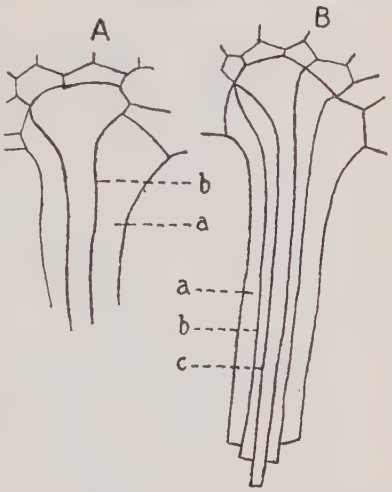


Fig. 38. *A* Ersatz des abgeschnittenen Wurzelhaars (*a*) von *Marchantia* mittels Auswachsens der darunter liegenden Parenchymzelle (*b*), *B* zweimaliges Durchwachsen (von einer zweiten Parenchymzelle (*c*) aus) nach Kny aus Küster

Eine ebenfalls recht einfach verlaufende, zwar nicht mit Zellteilung wohl aber mit Wachstum verbundene Reparation liegt (nach E. Küster) dann vor, wenn bei einem Lebermoos (*Marchantia*) die einzelligen Rhizoide entfernt werden und dafür eine der an der Trichombasis gelegenen Parenchymzellen durch den Hohlraum des verstümmelten Haares hindurch zu einem neuen Haar auswächst, welcher Vorgang sich wiederholen und zu einer doppelten Durchwachsung des Haares führen kann (Fig. 38 *A* u. *B*).

Ähnliche Reparationsprozesse wie die für die Kryptogamen angegebenen treten auch bei Blütenpflanzen obwohl anscheinend nur selten auf. So gleichen ihnen die bei *Tradescantia* festgestellten Heilungsvorgänge an der Epidermis, bei welchen nach Absterben einzelner Zellen oder Zellgruppen die Wunde durch Auswachsen der unverletzten Epidermiszellen verschlossen wird. Dies geschieht dadurch, daß die den abgestorbenen Epidermiszellen benachbarten

Zellen sich mit ihrem Cytoplasmakörper schlauchartig vor- und in die toten Zellen hineinstülpen (Fig. 39 *A*), um diese schließlich ganz auszufüllen. Durch Vordrängen aller benachbarter Zellen und dichtes Aneinanderlagern (Fig. 39 *B*) wird die Wunde am Ende völlig geschlossen. Sonst pflegen sich nach den von Kassner an einer größeren Zahl ganz verschiedenartiger Pflanzen ausgeführten Untersuchungen die der Wunde benachbarten Epidermiszellen nicht weiter an dem Reparationsprozeß zu beteiligen, der vielmehr von

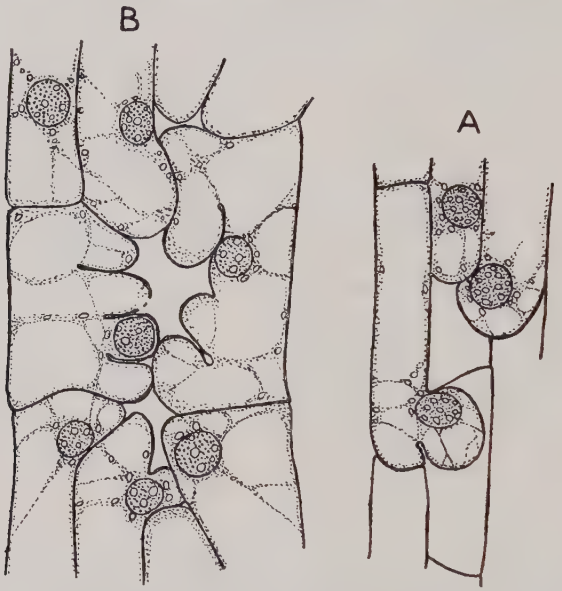


Fig. 39. Heilen von Wunden an der Epidermis bei *Tradescantia virginica* durch Auswachsen und Vorschieben von Zellen; *A* Eindringen der Vorstülpungen in die leeren Zellen, *B* allmählich vorschreitender Wundverschluß (nach Miehe)

dem darunter liegenden Bildungsgewebe ausgeht. Diesem liegt dann auch die Neubildung der Epidermis ob.

Neben Wachstumsvorgängen kommen für den Ersatz verlorener Teile bei den höheren Pflanzen besonders Zellteilungen in Betracht, da ein mehr oder weniger umfangreiches Material geschaffen werden muß. Das einfachste wäre es, wenn über die ganze Wundfläche hin die Zellen sich in Teilung begeben und auf diese Weise ohne weiteres die Neubildung veranlassen könnten, doch wird dies im allgemeinen schon deshalb nicht möglich sein, weil nicht allen diesen Zellenelementen infolge ihrer weiter fortgeschrittenen Differenzierung ein Teilungsvermögen noch zukommt. Sei es nun, daß die be-

treffenden Gewebe dazu befähigt sind, sei es, daß die Neubildung erst durch Vermittlung eines Wundgewebes erfolgen kann, jedenfalls findet eine rege Zellvermehrung statt, die zum Verschluß der Wunde und weiterhin zu den erforderlichen Neubildungen führt. Voraussetzung dabei ist, daß der betreffende Körperteil überhaupt noch bildungsfähige Elemente enthält (Vöchting).

Schon früher wurde die Frage aufgeworfen, wodurch die Zellen zur Teilung veranlaßt werden und man hat sie neuerdings dahin

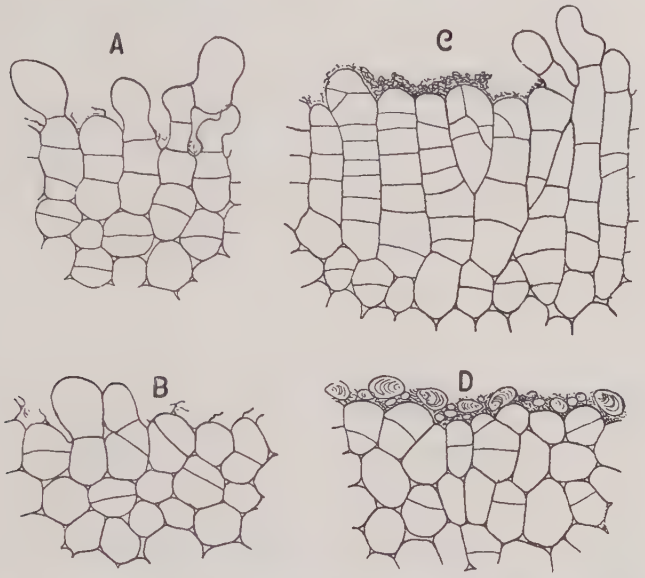


Fig. 40. Vier Schnitte aus einer Kohlrabiknolle mit Teilungen unter der Schnittfläche. *A* Wundfläche nicht abgespült, *B* mit Wasser abgespült, *C* abgespült und mit Kohlrabibrei bedeckt, *D* abgespült und mit Kartoffelbrei bedeckt (nach G. Haberlandt)

beantwortet, daß dies durch „Wundhormone", das heißt durch gewisse Reizstoffe geschehe, die als Abbauprodukte der verletzten oder zerstörten Zellen entstanden und ähnlich den Hormonen und Inkreten des Tierkörpers, nämlich im vorliegenden Fall teilungsauslösend wirkten. G. Haberlandt, auf dessen Untersuchungen diese Annahme in der Hauptsache beruht, stellte dahinzielende Versuche mit verschiedenen Objekten, z. B. mit Kohlrabiknollen an, bei denen unter der (nach oben gerichteten) mit Kalluswucherungen versehenen Schnittfläche zahlreiche Zellteilungen bis in die untersten Schichten auftraten (Fig. 40 *A*). Wenn es nach seiner Annahme die Wundhormone sind, die als Reizstoffe die darunterliegenden Zellen zur

Teilung anregen, so schloß Haberlandt, müsse sich durch rechtzeitiges ausgiebiges Abspülen der Schnittfläche diese Wirkung voraussichtlich verhindern lassen. Tatsächlich traten unter den abgespülten Wundflächen die Zellteilungen bedeutend spärlicher auf (Fig. 40 *B*). Wurden jedoch die abgespülten Wundflächen nachträglich mit einer dünnen Schicht von Gewebsbrei überzogen, so ließen sich darunter viele, zuweilen sogar noch zahlreichere Zellteilungen feststellen, als unter den nicht abgespülten Schnittflächen (Fig, 40 *C*). Damit hielt Haberlandt die Wirksamkeit von Zersetzungsprodukten getöteter Zellen als teilungsauslösende Wundhormone für erwiesen. Als solche scheinen nach Haberlandts Versuchen übrigens nicht nur die Gewebssäfte derselben Pflanze, sondern auch diejenigen von Angehörigen anderer Pflanzen derselben wie auch anderer Familien wirksam zu sein (Fig. 40 *D*).

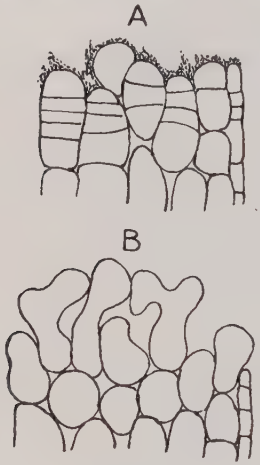


Fig. 41
A Zellteilungen unter einer Schnittfläche des Blattes von *Sedum spectabile*, *B* Kallusblasen auf einer Rißfläche (nach Haberlandt)

Ähnliche Ergebnisse ließen sich bei Blättern erzielen, die befähigt sind, Wundkork zu bilden, wie dies bei den sukkulenten Blättern der Crassulaceen der Fall ist. Hier empfahl sich zur besseren Beurteilung der Ergebnisse ein besonderes Verfahren, nämlich die Wunden einmal durch Zerschneiden und das andere Mal durch vorsichtiges Zerreißen des Blattes zu erzielen. Während beim Zerschneiden die Mesophyllzellen zerstört werden, weichen sie im letzteren Fall ohne wesentliche Verletzungen auseinander und es ergeben sich trockene Rißflächen. Dementsprechend trat an den sich bräunenden Schnittflächen typische Wundkorkbildung mit lebhafter, ungefähr jede Zelle der Oberschicht betreffenden Teilung ein (Fig. 41 *A*), während an den grün bleibenden Rißflächen die Teilungen fast gänzlich ausblieben (Fig. 41 *B*) und nur manchmal bei den unmittelbar an die zerrissenen Epidermiszellen angrenzenden Mesophyllzellen auftraten.

Bei diesen Versuchen handelt es sich um Zellen, die sich unter dem Einfluß der mechanischen Verletzung als sofort teilungsfähig erweisen und zum Ersatz des verlorenen Zellenmaterials schreiten (Fig. 40 u. 41). Nach der Meinung mancher Botaniker ist ungefähr jede protoplasmareiche Zelle dazu befähigt, nur wird die

Möglichkeit zu dieser Leistung gewöhnlich durch die Beziehungen der Teile zueinander unterdrückt (Jost 1923, F. Weber 1924). Im allgemeinen besteht nach Vöchtings Erfahrungen die Regel, daß unter den Wundflächen Meristeme auftreten. Das scheint aber nicht allein darauf zu beruhen, daß zwischen den differenzierten Elementen indifferente, mehr oder weniger im embryonalen Zustand befindliche

Fig. 42. *A* Zellteilungen zur Kallusbildung an der Wundfläche des Endosperms von *Ricinus*. *B* Kallusbildung durch vielmalige Teilungen der Speicherzellen unter der Wundfläche des verletzten Keimblattes von *Vicia*; darunter parallel zur Wundfläche prokambiale Zellen (nach H. Nakano 1924)

Zellen und Zellenkomplexe erhalten bleiben, sondern bis zu einem gewissen Grade scheint auch eine Entdifferenzierung oder Umdifferenzierung stattzufinden. Aus den eingehenden Regenerationsversuchen Vöchtings und anderer ergibt sich, daß auch aus Teilen der Pflanze (z. B. an gewissen Stellen der Kohlrabi- oder Kartoffelknollen) an denen das Vorhandensein ruhender Elemente unwahrscheinlich und kaum anzunehmen ist, indifferente Zellen oder ziemlich unvermittelt andersartig differenzierte Zellen ihren Ursprung nehmen.

Kallus. Zur Bildung eines Wundgewebes infolge von Verletzungen sind fast alle Gewebe der Pflanzen befähigt, wenn sie in einigermaßen lebenskräftigem Zustand von der Verwundung betroffen werden (Simon). Es liegt nahe, daß die Neubildungen an den Keimpflanzen mit ihren bildungsfähigen Zellen und Geweben besonders lebhafte, leicht zu verfolgende sein werden. Nach Verwundung der Keimblätter beginnt die Zellteilung in der Nähe der Gefäßbündel und erweist sich aus später (Kap. 24, 8) noch zu besprechenden Gründen als von diesen abhängig (Nakano 1924). Einzelne Zellen

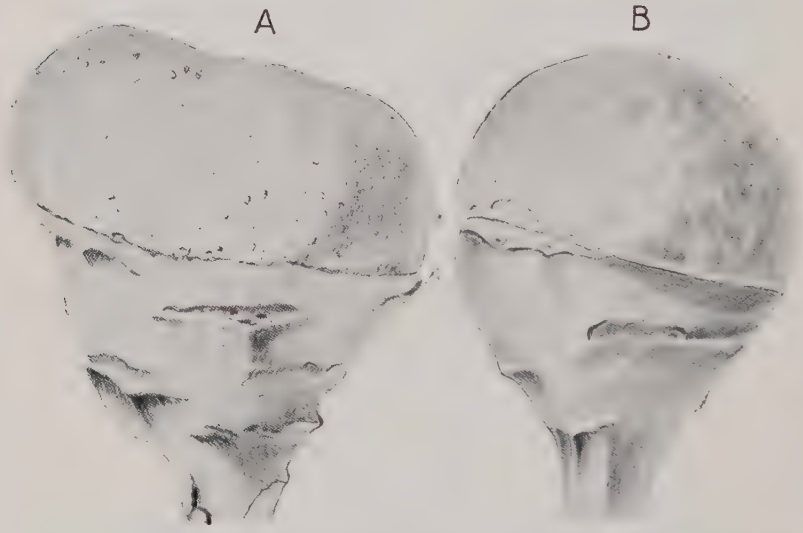


Fig. 43. *A* Kohlrabiknolle des ersten Jahres mit großem Wundgewebskörper, dessen Grenze (×) sich deutlich von dem übrigen abhebt, *B* der große Wundgewebekörper stellt durch seine Form die gewöhnliche Gestalt der Knolle wieder her (nach Vöchting)

beginnen sich zu teilen, andere folgen (Fig. 42 *A*); die Neubildung von Zellen nimmt immer größeren Umfang an und der Kallus breitet sich je nach Bedürfnis weiter aus.

Wenn auch die Beschaffenheit des Kallusgewebes von der Lage und Struktur des Zellenmaterials abhängt, von dem es herstammt, so handelt es sich doch im allgemeinen um eine Art Parenchymgewebe, das aus gleichartigen, ziemlich dünnwandigen Zellen besteht. Eine bestimmte Anordnung zeigen die den Kallus zusammensetzenden Zellen nicht. Daß seine Struktur und Ausdehnung je nach der Herkunft von den einzelnen Gewebsarten verschieden sein wird, liegt nahe und wurde bereits erwähnt. Von diesem Verhalten, wie

überhaupt von der Entstehung, Verbreitung, Umbildung und Verwendung des Kallus gibt E. Küster (1925) eine sehr eingehende Darstellung.

Zunächst ist der Kallus nicht sehr umfangreich und braucht nur aus wenigen Zellenlagen zu bestehen, doch kann er an Umfang außerordentlich zunehmen, wie die bekannten Überwallungen an den Wundflächen nach Abschneiden von Zweigen oder Stämmen der Holzgewächse zeigen. So kommen schließlich jene „Wundkörper" von außerordentlich großem Umfang zu stande, durch die (wie bei Vöchtings Versuchen an Kohlrabiknollen Fig. 43) die normale Gestalt dieser Gebilde ungefähr wieder hergestellt wird.

Wie weit die Kallusbildung gehen und wie lange sie andauern kann, zeigen am besten die durch Jahre bestehenden Überwallungen von Baumstümpfen. Bei einem derartigen, von Neeff beschriebenen Fall handelte es sich um eine 127 Jahre alte Weißtanne mit einem Stammdurchmesser von etwa 20 cm. Nach dem Fällen des Stammes wurde das Dickenwachstum nicht weniger als 31 Jahre fortgesetzt und eine ungefähr 1,5 cm breite, neue Holzschicht war dadurch im ganzen Umfang des Stammes entstanden. Der an der Wunde auftretende Kallus überwallte nach und nach die ganze Schnittfläche und schloß sie kappenförmig ab.

Hier wie in vielen anderen Fällen dient der Kallus in der Hauptsache zum Schutz und dementsprechend kommt es an der Oberfläche zur Ausbildung eines festeren Gewebes, d. h. es bildet sich ein Korkkambium mit erhärtenden äußeren Schichten. Dies kann in der Weise geschehen, daß die unter der Wundfläche gelegenen Zellenschichten eine peridermähnliche Beschaffenheit annehmen. Die Zellwände erfahren eine zunehmende Verstärkung und es tritt eine Verkorkung dieser Schichten ein, wie dies am Parenchym angeschnittener Kartoffelknollen unter der Wundfläche zu beobachten ist (Fig. 44).

Durch derartige Bildungen wird nicht nur ein guter Wundverschluß, sondern auch ein vortrefflicher, dauerhafter Schutz der verletzten Teile erzielt. Zu einer eigentlichen Neubildung kommt es aber im Bereich dieser Zellenwucherung nicht, sondern nur zur Ausbildung eines im übrigen sterilen Narbengewebes in ähnlicher Weise wie man dieses von der Wundheilung bei den Tieren kennt (Kap. 9, 2). Die weitere Umbildung der Zellen an der Oberfläche des Kallus geht in der bekannten Weise vor sich; es entsteht eine feste Korklage, deren äußere Zellen absterben, um von innen her ersetzt zu werden, ähnlich wie dies bei der ebenfalls zum Körperschutz dienenden mehrschichtigen Epidermis der Wirbeltiere geschieht.

Die Bedeutung als Schutzvorrichtung beim Wundabschluß kann unter Umständen dem gesamten Kallus oder doch dessen größerem Teil zukommen aber in seinem Inneren, zumal wenn er einen so beträchtlichen Umfang wie bei jenen Wundkörpern erlangt, treten gewisse Differenzierungen des bisher indifferenten Wundgewebes ein. Es wird eine Neubildung von Gewebselementen eingeleitet, wie sie die neuentstehenden mehr oder weniger umfangreichen Teile brauchen, nach Vöchtings Befunden an den Kohlrabi-

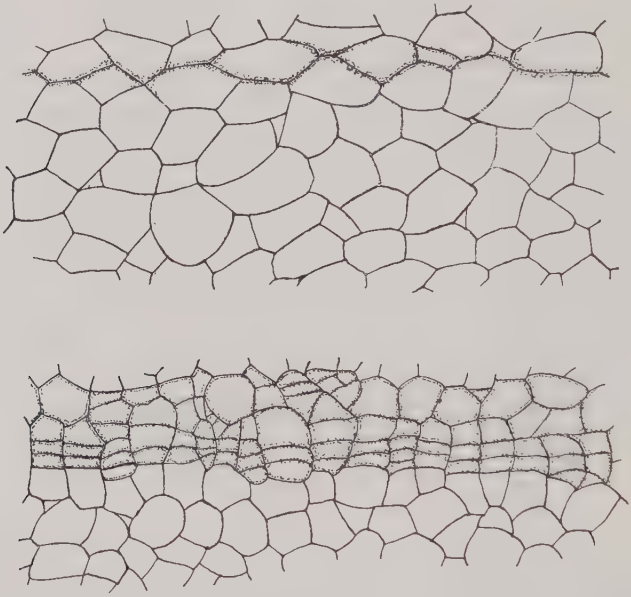


Fig. 44. Zwei Schnitte durch angeschnittene Kartoffelknollen, *A* 12 Stunden, *B* etwa 2 Tage nach der Verwundung, mit beginnender Verkorkung unter der Wundfläche (*A*) und weiteres Fortschreiten in den darunter liegenden Zellschichten des Parenchyms (nach O. Appel)

knollen z. B. die Leitbündel, alle Bestandteile der Rinde, nämlich das chlorophyllhaltige Parenchym, Steinzellen, Kollenchym, Bastfasern usw. Daß nach Kassners ausgedehnten, an einer ganzen Anzahl recht verschiedenartiger Familien angehörigen Pflanzen vorgenommenen Versuchen auch die Epidermis vom Meristemgewebe geliefert wird, mußte schon früher erwähnt werden (S. 60). Gerade die ebenfalls an verschiedenen Pflanzen beobachtete Neubildung der Epidermis sah E. Küster wie Vöchting als besonders bemerkenswert an: „Von dem Phellogen, das an der Oberfläche des Wundgewebes entstanden ist, werden zu einem bestimmten Zeitpunkt

Epidermiselemente gebildet; statt der Korklamellen treten Kutikula und Kutikularschichten auf und es erlischt die tangentiale Korkteilung. In der jungen Kutikula sind anfangs noch Unterbrechungen vorhanden, die aber bald ausgefüllt werden. Der Zusammenhang, der ursprünglich zwischen den jüngsten Korkzellen und der jungen Epidermis vorhanden ist, wird allmählich gelockert, an jenen reißen die radialen Wände und damit heben sich die braunen Korkplatten von der Haut ab."

Außer den hier erwähnten und anderen Umbildungen des Kallusgewebes ist es aber auch zur Lieferung vollständiger Neubildungen befähigt (vgl. S. 53ff.), d. h. von selbständigeren Pflanzenteilen, wie Sprossen und Wurzeln. Die Entstehung von Wurzeln ist (nach Simon) abhängig von dem Auftreten eines Meristems, welches wohl in der Hauptsache seinen Ursprung vom Kambium nimmt und die gleichen Fähigkeiten besitzt wie dieses. Die Wurzeln erscheinen im Kallus endogen und können nach Simon nur aus den Zellen des in den Kallus verlängerten Stammkambiums (so wenigstens bei den daraufhin von Simon untersuchten Pappelstecklingen) gebildet werden. Ihre Entstehung wäre danach insofern verschieden von derjenigen der Sprosse, als diese nicht an so enge Grenzen gebunden sind.

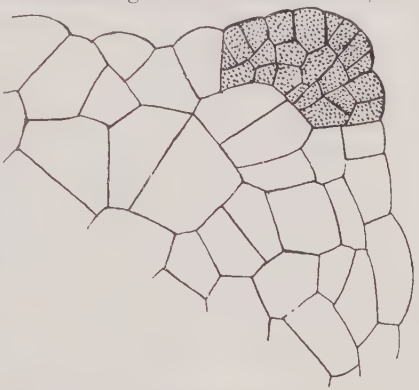


Fig. 45. Medianschnitt durch eine junge Sproßanlage am Rand des Kallus eines Sproßstecklings vom *Populus nigra*; darunter die Kalluszellen in Teilung (nach Simon)

Die Anlagen von Sprossen treten mit Vorliebe in den äußeren Schichten des Kallus auf, können sich jedoch auch in dessen tieferen Lagen bilden, was besonders dann geschehen wird, wenn die Außenschichten in der schon vorher besprochenen Weise ihren meristematischen Charakter verlieren. Die Sproßanlage geht aus einigen, vielleicht auch nur aus einer Mutterzelle durch deren wiederholte Teilung hervor (Fig. 45). Bei der Weiterentwicklung der Sproßanlagen treten sehr bald Leitungsbahnen im Kallus auf, welche den Anschluß an die bereits bestehenden Gefäße der alten Teile herstellen. Es ist anzunehmen, daß die in der Entwicklung begriffene Sproßanlage auf die in der Verlängerung ihrer Längsachse liegenden Kalluszellen

einen Reiz ausübt, der sie zur Teilung und nachher zu den Differenzierungen veranlaßt, die zur Ausbildung der Leitungsbahnen führen, wie Simon es in recht überzeugender Weise darstellt.

C. Reparationen am Sproß

Ersatzbildungen als Reparationen von der Wundfläche aus sind auch an Stammspitzen hervorzurufen. Werden bei *Populus nigra* durch flache Schnitte dünne Schichten von den Vegetationspunkten abgetragen, so tritt (nach Reuber) echte Regeneration, d. h. Reparation der verlorenen Teile durch Zellteilungen und Zelldifferenzierungen ein; die Knospe erscheint nach kurzer Zeit völlig wiederhergestellt

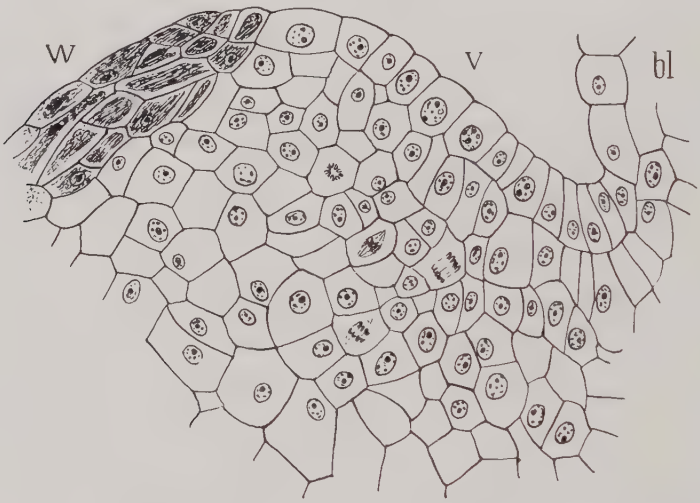


Fig. 46. Schnitt durch den regenerierenden Sproßscheitel nach dessen Längshalbierung bei *Helianthus annuus* mit Kern- und Zellteilungen im Meristemgewebe, vgl. Fig 47 (nach Linsbauer)

ohne jede Spur der vorausgegangenen Schädigung. Tiefer gelegte Schnitte führen zunächst zur Kallusbildung. Andere Pflanzen sollten sich ähnlich verhalten, worauf die früheren an *Salix amygdalina* angestellten Versuche hinweisen, welche die Reparation einer Seitenknospe ergaben. Das gleiche gilt nach den neuen Untersuchungen von Karzel (1924) auch für den Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*), dessen median gespaltene Sproßspitzen junger (2- bis 3 jähriger) Bäumchen die abgetrennten Teile durch seitliche Reparation ergänzen.

Versuche zur Regeneration des Sproßscheitels erwiesen sich besonders auch bei der Sonnenrose (*Helianthus annuus*) erfolgreich

(Lopriore, Peters, Kny). Bei Ausführung eines Spaltschnittes vor Anlage des Köpfchens erfolgte durch Vermittlung eines Kallus an den Wundflächen die vollständige Reparation der beiden Hälften zu ganzen Vegetationspunkten, während beim Ausführen des Schnittes nach Anlegen des Köpfchens dessen Ergänzung eine unvollständige blieb. Nicht alle Bestandteile des Blütenstandes (Blüten und Deckblätter) konnten neu gebildet werden, sodaß die von der Wundfläche ausgehende Regeneration recht wahrscheinlich gemacht wurde. Dennoch lassen sie die später von Linsbauer ebenfalls an *Helianthus*, sowie an *Phaseolus* angestellten Versuche in einem anderen Licht erscheinen. Nach deren Ausfall wird die Wunde im Bereich des Stammscheitels durch einen Kallus verschlossen. Eine echte Regene-

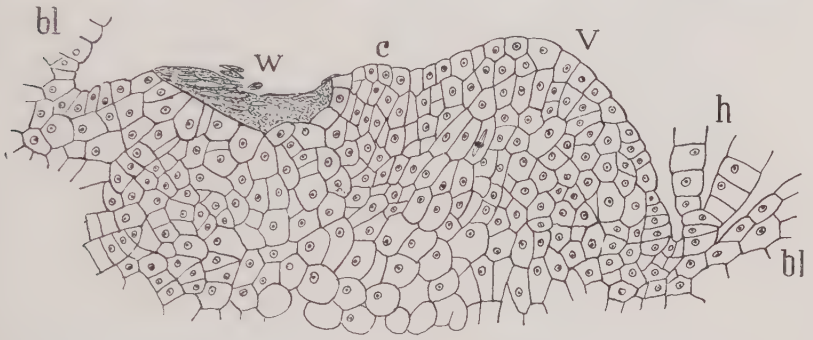


Fig. 47. Regeneration des Sproßscheitels von *Phaseolus coccineus* nach seiner Zerstörung durch Einstechen; *bl* Blattanlagen, *c* Grenze des Kallus, *h* Haare, *v* Vegetationspunkt, die neue Sproßanlange, *w* die Wundstelle (nach Linsbauer)

ration findet aber insofern nicht statt, als in völliger Unabhängigkeit von dem Kallus der erhalten gebliebene Teil des Meristems einen neuen (Ersatz-) Vegetationspunkt liefert (Fig. 46 u. 47). Es findet also keine eigentliche, sondern eine sog. Ersatzregeneration (im Sinn der Botaniker) statt.

Wie schon erwähnt gelangte Karzel auf Grund seiner Versuche an *Acer* und *Plectranthus* zu der auch von den früheren Beobachtern gemachten Annahme, daß die gespaltene Sproßspitze durch seitliche Reparation der Gewebe, unabhängig vom Vegetationspunkt wiederhergestellt wurde. Nach der von Linsbauer gegebenen Darstellung hingegen wölbt sich das Meristem zu einem neuen Scheitel vor (Fig. 46); seiner Auffassung entsprechend wird also nicht nach Art einer Reparation das Fehlende ergänzt, sondern „ein ganz neuer Vegetationspunkt gebildet, der bei seiner Weiterent-

wicklung die Tätigkeit des verletzten Scheitels in völlig normaler Weise aufnimmt.“ Nach den Ergebnissen dieser Versuche würde der Scheitel nicht eigentlich regenerationsfähig sein im Gegensatz zu der Wurzel, bei der dies der Fall ist.

D. Reparation der Wurzel

Wenn der Wurzel ein recht weitgehendes Reparationsvermögen zukommt, so erklärt sich dieses Verhalten aus ihrem Gehalt bildungsfähigen Gewebes an der Spitze. Unter den die äußerste Spitze

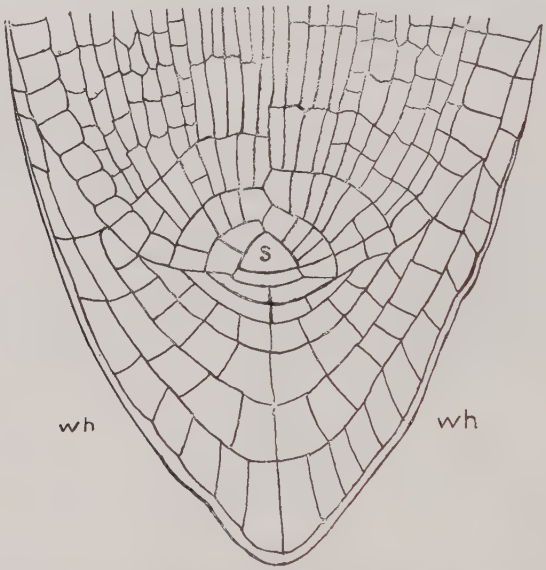


Fig. 48. Mittlerer Längsschnitt einer Farnkrautwurzelspitze (*Pteris cretica*), über der Wurzelhaube (*wh*) die Initialen und darüber die tetraederförmige Scheitelzelle (*s*) (nach Strasburger)

bildenden Schichten der Wurzelhaube liegt ihr Vegetationspunkt, bestehend aus den besonders teilungsfähigen Zellen, den Initialen und der Scheitelzelle der Pteridophyten oder dem hier gelegenen Komplex embryonaler Zellen der Phanerogamenwurzel (Fig. 48 u. 49). Sie sind es, welche die bildungsfähigen Elemente des Vegetationskegels zu liefern haben. Die äußere Schicht, das Dermatogen, bildet die Epidermis; die tieferen Schichten gehen aus dem Periblem, die zentralen Teile aus dem Plerom hervor; das Perikambium, die Außenlage des zentralen Gewebszylinders, läßt die Seitenwurzeln aus sich entstehen. Bei diesem Bau der Wurzelspitze ist es be-

greiflich, daß die Regenerationsfähigkeit der verletzten Wurzel mit zunehmender Entfernung von der Spitze abnehmen muß. Zwar erfolgt die Neubildung der abgetrennten Wurzelspitze über die ganze Wundfläche hin, entspricht also den Vorschriften der Reparation, aber schon im Bereich des Vegetationskegels nehmen nicht alle Zellen daran teil, indem die äußeren Rindenschichten und das Dermatogen dazu bereits nicht mehr befähigt sind, während die Zellen der inneren Lagen ihr Teilungsvermögen bewahren und dieses zum Ausgleich des Verlustes sowohl der zentralen wie äußeren Teile durch vermehrte Zellproduktion geltend machen.

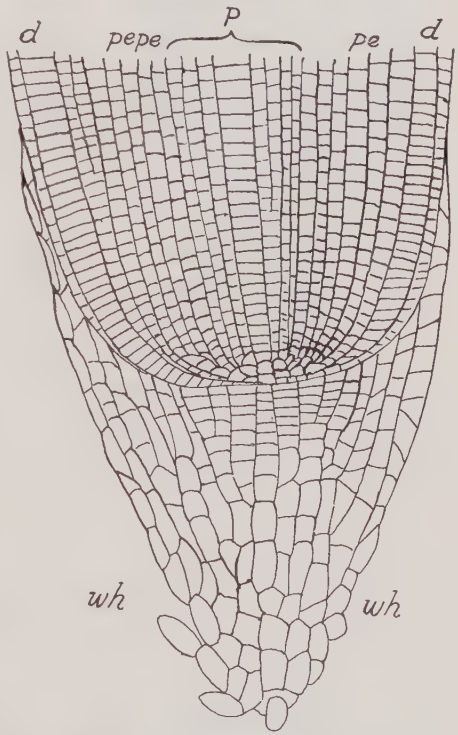


Fig. 49. Mittlerer Längsschnitt durch die Wurzelspitze der Gerste; über der Wurzelhaube (*wh*), die Bildungs-(Initial-)Zellen, darüber von ihnen ausgehend das Plerom (*p*), Periblem (*pe*) und Dermatogen (*d*)-Gewebe (nach Strasburger)

Bei der Wurzelspitzenregeneration findet zumal dann, wenn sich der Querschnitt etwas weiter von der Spitze entfernt, durch Streckung und Teilung der bildungsfähigen Zellen zunächst ein Wundverschluß nach Art eines Kallus statt, der die sogenannte provisorische Wurzelhaube liefert (Fig. 50). Unter ihr, zwischen Kallus und Wurzelmeristem, entsteht durch fortgesetzte Zellteilungen des Periblems und Pleroms in schalenförmiger Anordnung (Fig. 50) ein Meristem mehrerer Zellschichten, aus dem sich der neue Vegetationspunkt herausbildet. So wird die richtige Anordnung der Zellschichten und damit die Wurzelspitze wieder hergestellt, worauf die provisorische Wurzelhaube abgestoßen werden kann. Man wird nicht verfehlen, diesen in Form und Struktur regelrechten Ersatz eines verlorenen Körperteils als „echte Regeneration“ im Sinn der bei den Tieren von der ganzen Wundfläche aus erfolgenden Repa-

ration und im Gegensatz zu den von kleineren Zellkomplexen ausgehenden Neubildungen von Sprossen und Wurzeln anzusprechen, wie sie vorher unter den Reproduktionserscheinungen besprochen wurden (Fig. 33 S. 54).

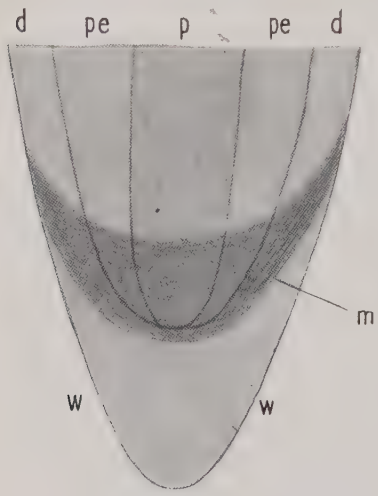


Fig. 50. Regenerierende Monokotylenwurzel zur Erläuterung der Schichtenverteilung; *d* Dermatogen, *pe* Periblem, *p* Plerom, *m* meristematische Zellschichten, *w* provisorische Wurzelhaube

„Mit steigender Entfernung vom Vegetationspunkt nimmt zunächst die Regenerationsfähigkeit der äußeren Periblemschichten ab; solange sie jedoch den mittleren Pleromzellen zukommt, wird von Anfang an ein radiär beschaffenes Regenerat gebildet. Sobald die zentralen Pleromreihen die Fähigkeit verloren haben, sich gleichmäßig mit den Pericambial- und den diesen anliegenden Periblem- und Pleromschichten zu verlängern, entsteht ein ringförmiger meristematischer Kallus, welcher nie zu einer einheitlichen Spitze verschmilzt, sondern einer oder mehreren neuen Spitzen den Ursprung gibt“ (Goebel). Diese Vorgänge sind von Prantl, Lopriore, Simon, Nemec u. a. sehr eingehend untersucht und ziemlich übereinstimmend im vorstehenden Sinn dargestellt worden.

Entsprechend der verschiedenen Bildungsfähigkeit der Wurzelbestandteile an der Spitze oder in einiger Entfernung davon ergeben sich durch die Art der Schnittführung recht verschiedenartige Bildungen, die in auffallender Weise an die bei den Tieren erzielten Resultate erinnern (Kap. 11). Wird ein Schnitt in der Nähe der Spitze quer bis über die Mitte geführt, so krümmt sich

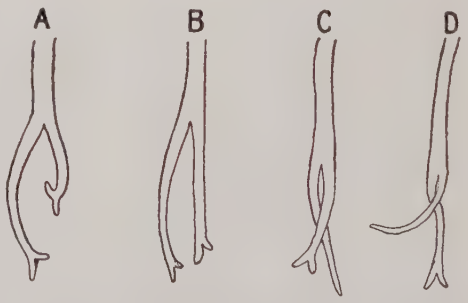


Fig. 51. Längsgespaltene und an den Spitzen wieder angeschnittene Wurzeln von *Vicia faba* mit Wurzelgabelung und Bildung kleiner Seitenwurzeln an den Wundstellen (nach Nemec)

die alte Wurzelspitze zur Seite, an ihrem Grunde wird die Wundfläche ausgeheilt und darüber wird vom Bildungsgewebe eine neue Wurzelspitze geliefert (Fig. 51). Eine von beiden kann je nach ihren Ernährungs- und Wachstumsbedingungen zu besserer Entwicklung gelangen oder aufgegeben und im letzteren Fall abgestoßen werden. Dieses geschieht auch dann, wenn der Schnitt von oben her tief hinein geführt wurde (Fig. 52), welche Schnittführung für den Vollzug der Wundheilung anscheinend weniger geeignet ist, so daß die Gewebsneubildungen nicht an der Wundfläche, sondern auffallenderweise mitten im Gewebe des unverletzten Teils erfolgen. Hier tritt die provisorische Wurzelhaube und der neue Meristembogen auf (Fig. 52); die sie vorläufig noch bedeckenden alten Teile werden später abgestoßen.

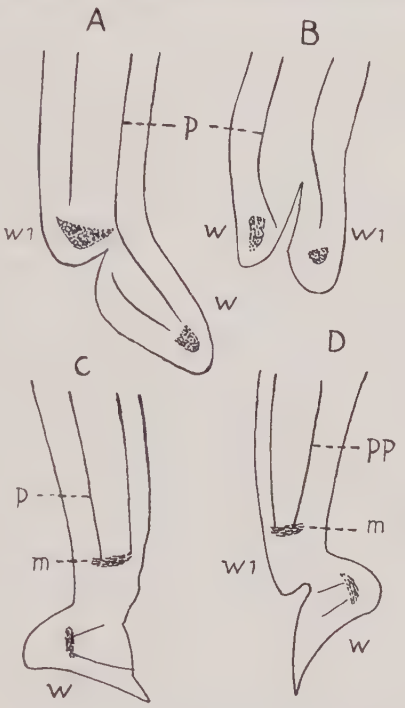


Fig. 52. *A* Wurzel von *Cucurbita pepo*, schräg angeschnitten, nach vier Tagen, *B–D Vicia faba*, *B* gespaltene Wurzel nach 45 Stunden, *C* schräg von oben angeschnitten, nach 5 Tagen, *D* ebenso nach 5 Tagen, *m* Quermeristem der neuen Wurzelanlage, *p* Plerom und Periblem, *w* alte, w_1 neue Wurzelhaube mit Stärkestatolithen (nach Nemec)

Die Befähigung der Wurzelbestandteile zur Lieferung des Ersatzmaterials zeigt sich ferner bei schräger Schnittrichtung oder bei Spaltung der Wurzelspitze. Im ersteren Fall wird die Regeneration in der Hauptsache nach der äußersten Spitze verlegt, welche Konzentration des Regenerationsvorgangs auch bei Tieren zu beobachten ist, ebenso wie das Ergebnis von zwei, bei der Wurzelspitze von unten her angelegten Schrägschnitten, durch welche eine Gabelung der Wurzelspitze (Fig. 52) wie bei den Tieren eine doppelte Schwanz- oder Kopfbildung erzielt werden kann (Fig. 258—280, Kap. 15).

Ebenso tritt die Regenerationsfähigkeit der Gewebe bei der Längsspaltung der Wurzeln deutlich zu Tage. An der Spitze ist sie am größten und führt zu deren vollständiger Wiederherstellung,

so daß zwei normale Wurzelspitzen entstehen (Fig. 52), während sie mit zunehmender Entfernung von der Spitze geringer wird, um schließlich zu erlöschen. Sie beruht eben auf dem bildungsfähigen Gewebe, das in weiterem Abstand von der Spitze nicht mehr oder doch nicht in genügender Menge vorhanden ist. An den Farnwurzeln, bei denen die embryonalen Bildungszellen durch die Initialen und Scheitelzellen besonders klar zum Ausdruck kommen (Fig. 48), scheint nach deren Verlust die Neubildung der Wurzelspitze nicht mehr zu erfolgen (Simon, Nemec).

Wenn die Neubildung der Wurzelspitze infolge des Verlustes der bildungsfähigen Gewebsteile nicht mehr durchführbar ist, so besteht dennoch die Möglichkeit der Herstellung auf einem anderen d. h. auf dem bei den Pflanzen sehr gebräuchlichen Wege der Adventivbildungen. Schon vorher wurde das Perikambium als diejenige Schicht erwähnt, aus der die Anlagen der Nebenwurzeln hervorgehen. Da diese Anlagen auch weiter oben vorhanden sind, so können sie beim Verlust eines erheblicheren Teils der Wurzel in Tätigkeit treten und wie ein Nebensproß zum Ersatz des Hauptsprosses eintritt (S. 47), so kann die Anlage einer Nebenwurzel zur Hauptwurzel auswachsen. Damit gelangen wir aus dem Bereich der echten Regeneration oder Reparation wieder in denjenigen der sog. Reproduktion. Beide Erscheinungen gehen bei den Pflanzen noch enger als bei den Tieren ineinander über.

E. Reparation an Blättern

Blätter gelten im allgemeinen nicht als reparationsfähig; daß sie es im Entwicklungs- bezw. Jugendzustand sein würden, war schon eher anzunehmen. Dahingehende Versuche wurden von Kassner an einer größeren Zahl von Gewächsen in der Weise vorgenommen, daß er die in der Knospe bereits vorgebildeten Blätter durch Anschneiden verletzte. Sind die Wundränder einander genähert, so kann sich der Spalt durch Radialteilungen der Epidermiszellen und darauf folgende Verwachsung schließen, sonst pflegt die Epidermis allerdings ziemlich unbeteiligt zu bleiben, wie schon vorher (S. 60) erwähnt wurde und die Reparation hängt vom Vorhandensein genügenden Bildungsgewebes ab. Entsprechend seiner verschiedenen Verteilung ist auch die Reparationsfähigkeit an den einzelnen Stellen der Blätter verschieden; von großer Bedeutung scheint die Nähe eines Baumaterial liefernden Gefäßbündels zu sein. An den Blättern, deren Spitze am längsten meristematisch bleibt, wie dies bei den

Juglandaceen, z. B. dem amerikanischen (Hyckory-) Nußbaum *Carya glabra* der Fall ist, wurde die abgeschnittene Blattspitze wieder hergestellt.

Auch die ebenfalls in der Anlage gespaltenen oder sonstwie verletzten Blätter des Bergahorns (*Acer pseudoplatanus*) zeigen ein gewisses, wenn auch nicht sehr weitgehendes Reparationsvermögen, indem mit dem Auswachsen der jungen Blattanlagen nicht nur ein Versuch zur Wiederherstellung der Form, sondern auch zur Ergänzung des Verlorenen gemacht wird (R. Karzel 1924). So kann der gesägte Blattrand wieder hergestellt werden oder es findet eine größere, freilich nicht sehr regelmäßige Erzeugung verlorener Teile statt, wie auch unvollständig abgetrennte Blattteile in Form ziemlich symmetrischer Blättchen regeneriert werden können (Fig. 53).

Fig 53. Im Jugendzustand verletztes und teilweise wieder hergestelltes Blatt des Bergahorns mit Ergänzungen an der rechten Seite und Ausbildung eines teilweise abgetrennten Stückes der Blattfläche zu einem ziemlich symmetrischen, nur durch eine Art Stiel mit dem übrigen Blatt verbundenen Blättchen (nach R. Karzel)

In Verbindung mit den außen am Blatt wahrnehmbaren Reparationsvorgängen finden solche im Innern statt und können experimentell hervorgerufen werden z. B. an den Gefäßbündeln. Werden die Leitungsbahnen, Haupt- oder Nebenbündel, durchtrennt, so treten Neubildungen und zwar stets am basalen nie am apikalen Bündelende ein. Im Hinblick auf die später zu behandelnden Erscheinungen ist es bemerkenswert, daß für die neu zu schaffenden Anschlüsse eine ausgesprochene Polarität festzustellen ist (vgl. Kap. 17). Die Neubildung des Zellenmaterials führt zur Überbrückung der getrennten Teile und unter Differenzierung der Gewebsbrücken zur Wiederherstellung der unterbrochenen Bahnen (Simon, Freundlich).

Sehr bedeutend ist die Reparationsfähigkeit der Blätter selbst im Jugendzustand nicht und bei vielen Pflanzen fehlt es offenbar auch da. Jedenfalls gilt dies ziemlich allgemein für die ausgebildeten Blätter, d. h. sie stellen, wenn Stücke von ihnen abgerissen oder sie sonstwie verletzt wurden, den Verlust nicht wieder her, doch gibt es in der Regel gewisse Ausnahmen, nämlich diejenigen Laubblätter, welche nicht wie bei den meisten Di- und Monocotylen bald in den Dauerzustand übergehen, sondern einen gewissen Bestand embryonalen Gewebes bewahren. Das könnte

also für jugendliche, aber auch für die Blätter niederstehender Pflanzen gelten wie etwa für die der Farne. So sind nach Küster und Bail die sehr häufig an den Flieder (Syringen-) Sträuchern vorhandenen zwei- und mehrspitzigen Blätter die Folge der Reparation einer durch Raupenfraß (der Larve eines Kleinschmetterlings, *Gracilaria syringella*) hervorgerufenen Verletzung der Blattspitzen (Fig. 54). Die an Farnblättern angestellten Versuche führten zu ähnlichem Ergebnis.

Regenerationsversuche an Farnblättern hielt Goebel deshalb für aussichtsreich, weil sie im Gegensatz zu den ihr Wachstum früh abschließenden Blättern der höheren Pflanzen ein länger andauerndes Spitzenwachstum zeigen. Wurden sie von der Spitze her gespalten,

Fig. 54. Durch die Fliedermottenraupe (*Gracilaria syringella*) hervorgerufene Umbildungen von Blättern des Fliederstrauches (*Syringa vulgaris*) nach Th. Bail

so trat (bei *Polypodium heracleum* Fig. 55) in der Tat von der Wundfläche aus in mehr oder weniger weitgehender Weise eine Reparation der verlorengegangenen Teile der Blattspreite mit ihren Fiederblättchen, also eine Verdoppelung des distalen Blattendes ein (Fig. 55). Das gleiche Ergebnis wurde von Figdor an den ungeteilten Blättern des Zungenfarns (*Scolopendrium* Fig. 56) erzielt. Sowohl die Art des Ersatzes wie die dadurch zustande kommende Doppelbildung erinnert in besonders auffälliger Weise an die von den Tieren bekannten Erscheinungen.

An Blättern mit interkalarem Wachstum, bei denen sich das bildungsfähige Gewebe am Blattgrund erhält, findet zwar ebenfalls eine Reparation statt, doch müssen sich die Vorgänge in anderer Weise vollziehen, wie dies von Pischinger, Figdor und Goebel durch Versuche an Gesneriaceen (*Streptocarpus* und *Monophyllaea*) fest-

gestellt wurde. Das eine, bei Rückbildung des anderen zum einzigen Assimilationsorgan der Pflanze werdende Keimblatt zeigt dann, wenn durch quere oder schräge Schnitte von der Spitze her beträchtliche Teile des Blattes entfernt werden, nur eine Ausheilung der Wunde, aber keine eigentliche Regeneration. Durch die Tätigkeit des am Blattgrund befindlichen Meristems werden die vernarbten Schnittflächen nach der Spitze zu verschoben, wo sie nach Verlauf von Monaten noch zu erkennen sind. Bei einer durchgehenden Spaltung des Blattes von der Spitze bis zum Grunde in zwei annähernd gleiche Hälften können beide von dem basalen Meristemgewebe aus eine neue Blattspreite bilden (Fig. 57 *A* und *B*), während der übrige Teil der Blattrippe nur durch Wundheilung vernarbt. So kommt auch hier eine, zunächst nur etwas unvollkommene Doppelbildung zustande (Fig. 57).

Fig. 55. Blatt von *Polypodium heracleum* mit gespaltener Spitze, deren Spalthälften sich zu vollständigen Blattspreiten mit Fiederblättchen ergänzten (nach Goebel)

Ebenfalls von den basalen Teilen des Blattes oder vom Blattstiel aus erfolgt die Regeneration des ersten, einem gestielten Laubblatt gleichenden Keimblattes, sowie der wenigen nachfolgenden Primärblätter bei *Cyclamen persicum* und anderen *Cyclamen*-Arten. Wird das Blatt bis zum Grunde entfernt, so erfolgt vom Ansatzpunkt der Blattspreite, teils in unmittelbarer Verbindung mit der Wundfläche, teils aber auch in gewisser Unabhängigkeit von ihr die Bildung einer zweiflügeligen Blattspreite (Fig. 58 *A*). Jedenfalls geschieht deren Neubildung in nächster Nähe der Wunde, ob diese nun an der Ansatzstelle der alten Blattspreite, durch den Stiel selbst oder sogar am Stielgrund geführt ist (Fig. 58 *A*—*C*). Es ist aber

nicht die ganze Wundfläche des Stiels, von der die Reparation ausgeht, vielmehr kommen anscheinend nur gewisse Stellen des Stielumfangs in Betracht und wenn diese an der Ausführung der Neubildung gehindert werden, so unterbleibt sie. Auch kann sie, wenn der obere Teil des Stiels durch geeignete Mittel (Bedecken mit Gips oder Lack) am Auswachsen verhindert wird, weiter nach unten verlegt werden (H. Winkler). Überdies kann es zur Bildung nicht nur eines zweiteiligen, sondern sogar eines oder zweier gestielten Blättchen kommen (Fig. 58 *C—E*): auch können unter Umständen mehr als zwei Blättchen gebildet werden (Fig. 58 *F*), die dann unabhängig von der Wundstelle am Stumpf des Keimblattstiels auf-

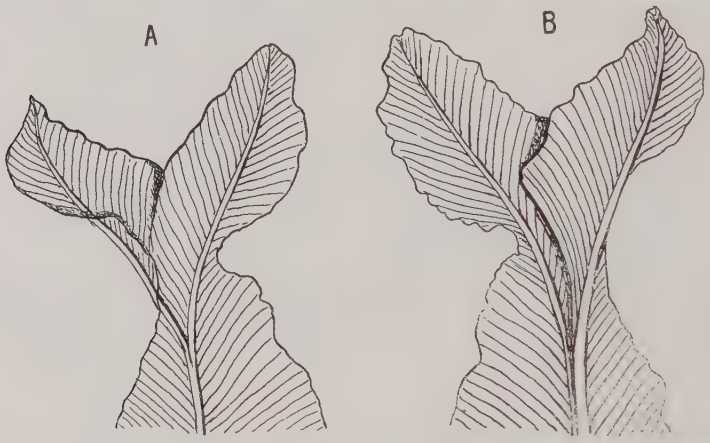


Fig. 56. An der Spitze gespaltenes Blatt von *Scolopendrium scolopendrium* mit Wiederherstellung der Blattspreite, von oben und unten gesehen (nach Figdor)

treten können (Fig. 59). Dieses Verhalten ist zum mindesten sehr verdächtig und legt wie die teilweise recht geringen Beziehungen der Neubildungen zu der Wundfläche die von den genaueren Beobachtern dieser Erscheinung (F. Hildebrand, Goebel, Winkler) bereits geäußerte Vermutung nahe, daß es sich bei diesen Vorgängen weniger um eine wirkliche Reparation, als um die nachträgliche Entwicklung ruhender Anlagen handele, die übrigens nur den Primärblättern, niemals denen der älteren Pflanze zukommt. Nicht in Abrede zu stellen ist immerhin, daß die Erscheinungen zum Teil viel übereinstimmendes mit Reparationsvorgängen zeigen und so ist auch in dieser Beziehung wie bei den Neubildungen der Sprosse und Wurzeln festzustellen, daß Reparations- und Reproduktionsvorgänge nur schwer auseinander zu halten bezw. durch Übergänge miteinander verbunden sind.

Schon vorher war davon die Rede, daß aus Kallusbildungen, die über Wundflächen entstanden, Sprosse und Wurzeln hervorgehen können, sei es, daß die Zellen des Wundgewebes die Anlagen dafür liefern oder diese in Gestalt embryonaler Zellen- und Zellenkomplexe

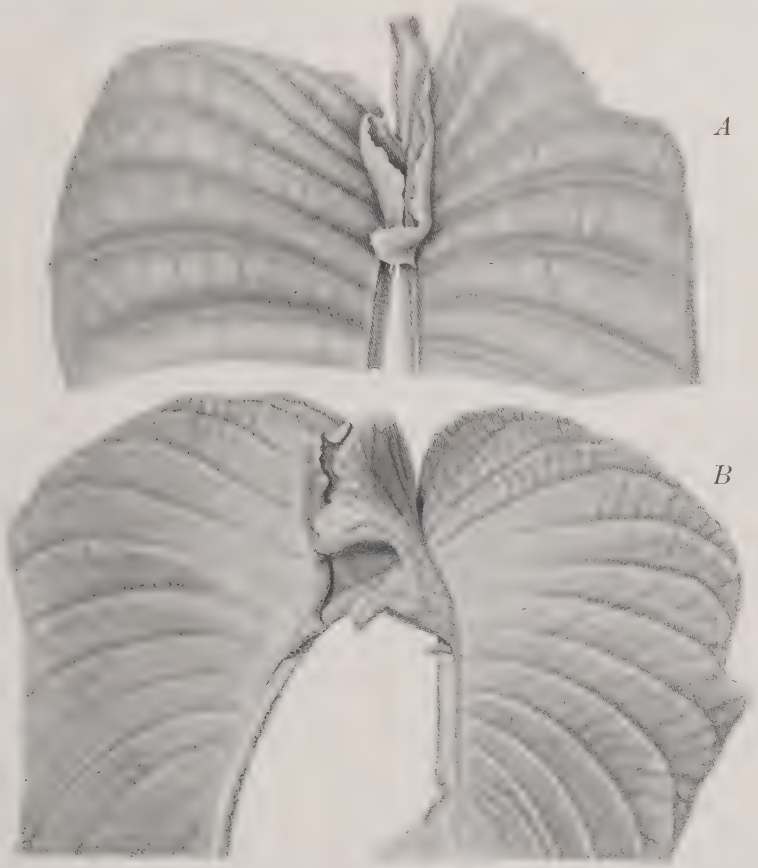


Fig. 57. *A* und *B* in der Mittelrippe gespaltenes Blatt von *Streptocarpus Wendlandi* mit Neubildung der Blattspreiten am Blattgrund, *A* nach dreimonatlicher, *B* nach längerer Versuchsdauer (nach W. Figdor)

vorhanden waren. Da jeder noch bildungsfähigen, protoplasmareichen Zelle die Fähigkeit zu solcher Umbildung zugeschrieben wird, erscheint das eine wie das andere möglich. Für gewöhnlich ist die Betätigung nach dieser Richtung durch die bestehenden Beziehungen der Teile zueinander gehemmt. Störungen der korrelativen Beziehungen führen zu den Ersatzreaktionen, die uns als Reproduktions- oder Reparationserscheinungen entgegentreten (Pfeffer, Jost). Wie

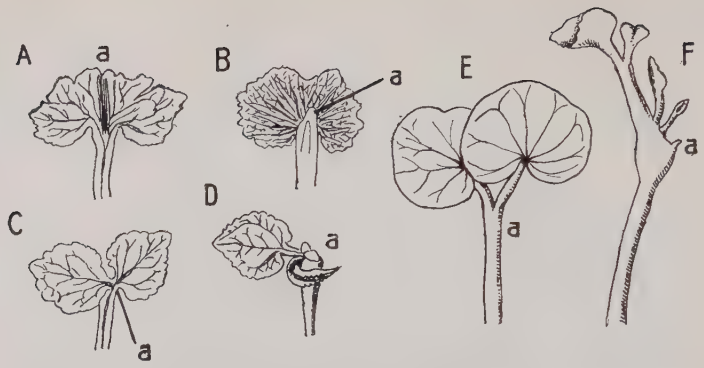


Fig. 58. Ersatz des Keimblattes bei *Cyclamen persicum*, *A* Auftreten der Neubildung im Zusammenhang mit der alten Blattspreite, *B* ungestielte Neubildung am Blattstiel, *C* kurzgestielte Neubildung, *D* eines der beiden neuen Blättchen gestielt, *E* zwei neue gestielte Blättchen, *F* mehrere neue Blättchen auf einem gemeinsamen Stiel; *a* Abtrennungsstelle des Blattes (nach Goebel)

Fig. 59. *Cyclamen*-Pflänzchen mit vier unter dem abgebrochenen Keimblatt hervorgesproßten gestielten Blättchen und dem ersten (nach dem Keimblatt entstandenen) Laubblatt (rechts) (nach F. Hildebrand)

weit die Bildungsfähigkeit der Zellen geht, welche die Freiheit zu solcher Betätigung wieder erlangten, ging aus den besprochenen Fällen der Reproduktion und Reparation hervor. Sie erweist sich als eine noch weitergehende bei Zellen embryonaler Gewebe höherer Pflanzen oder bei vegetativen Zellen des Thallus niederstehender Gewächse. In ersterer Beziehung ist das Verhalten eines kleinen Stückes des Keimfadens des Orobanche-Embryos bekannt, welches sich zum Hervorbringen der ganzen Pflanze bringen ließ (L. Koch), wie man andererseits weiß, daß einzelne Zellen des Lebermoos-Thallus die ganze Pflanze aus sich erzeugen. Auch die Blattzellen mancher Laubmoose sind sehr reproduktionsfähig, welche Fähigkeit bei den Zellen noch niederstehender Formen wie der Siphoneen und Mucorineen weniger überrascht. Bei ihnen vermögen einzelne Zellen des Algenfadens oder Pilzmyzels ebenfalls das ganze aus sich neu zu bilden, aber schließlich sind dazu, wenn auch mit gewissem Vorbehalt, noch die Blattzellen einzelner Phanerogamen befähigt, wie vorher (S. 48ff.) gezeigt wurde.

3. Kapitel

Regeneration an Kristallen

Wie bei einer Darstellung der am Tierkörper ablaufenden Regenerationsvorgänge diejenigen der Pflanzen nicht unberücksichtigt bleiben dürfen, die Begründung dafür ergibt sich aus dem vorhergehenden Abschnitt, so liegt auch der Vergleich beider mit den Erscheinungen der Kristallregeneration sehr nahe. Zunächst mag es widersinnig erscheinen, Vorgänge an belebten und unbelebten Naturkörpern in Vergleich setzen zu wollen, da beide vorläufig in einem unüberbrückbaren Gegensatz zu einander stehen, aber dennoch drängen sich gewisse Analogien geradezu auf und deshalb empfiehlt es sich nicht, ihnen ganz aus dem Wege zu gehen. Dementsprechend haben sich außer älteren Autoren (H. Jordan, E. Häckel, H. Spencer) auch die neueren (Rauber, Weismann, Albrecht, Bütschli, Roux, Driesch, Barfurth, O. v. Schrön, Morgan, Rhumbler, O. Lehmann, Przibram u. a.) immer wieder mit dem Vergleich zwischen organischer und Kristall-Regeneration beschäftigt.

1. Kristalle und Organismen

Beziehungen zwischen Kristallen und Organismen sind mancherlei vorhanden. Vor allen Dingen können Kristalle und kristallinische Gebilde vom Organismus hervorgebracht werden und treten in den verschiedensten Formen in ihm auf, wie besonders die als Skeletteile verwendeten Hartgebilde der Protozoen, Schwämme, Cölenteraten, Echinodermen und anderer Tiere zeigen. Aber auch echte Kristalle, d. h. für sich bestehende Kristallindividuen kommen in den Körpersäften der Pflanzen und Tiere zur Ausbildung. Es sei nur an die bei den Pflanzen sehr verbreiteten Kristalle des Kalziumoxalats und an die Eiweißkristalle erinnert (Fig. 60). So lange die Kristalle wachsen, liegen sie im Protoplasma der lebenden Zelle, so daß sich gut ausgebildete Kristalle in protoplasmahaltigen Zellen finden bis das Cytoplasma allmählich zurücktritt. Es sind Einzelkristalle oder Aggregate, die als mehr oder weniger umfangreiche Kristalldrusen auftreten (Fig. 60 *C*). Kristalle kommen, allerdings in

weit geringerer Verbreitung, auch im Tierkörper vor, so als Eiweißkristalle verschiedener Art im Cytoplasma der Eier und anderer Zellen, als Glykogenkristalle im Darmepithel, in der Leber und anderen Organen. Sehr bekannt sind die normaler Weise oder als Folge gewisser Änderungen im Harn der Wirbellosen und Wirbeltiere einzeln und in Drusen auftretenden Kristalle der Harnsäure und harnsauren Verbindungen (Fig. 60 *E* u. *F*), sowie die aus dem Blut der Wirbeltiere gewonnenen rhombischen Prismen, Tafeln und Tetraeder der Hämoglobinkristalle (Fig. 60 *G* u. *H*).[1])

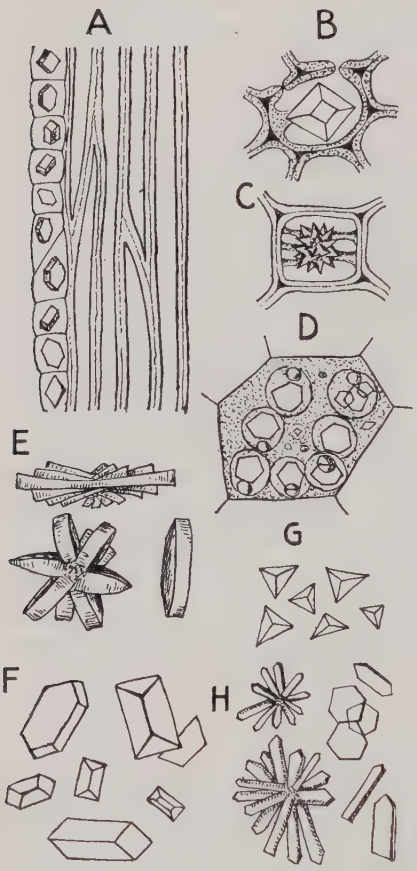


Fig. 60. Kristalle aus dem Pflanzen- und Tierkörper. *A* Eine Reihe kurzer Kristallkammern an der Oberfläche eines Sklerenchymstranges im Längsschnitt der Wurzel vom Süßholz (*Glycyrrhiza glabra*) nach Kohl, *B* und *C* Kristallzellen aus dem Blattstiel von *Citrus vulgaris* und *Kerria japonica* nach Pfitzer und Rosanow, *D* Zelle mit Eiweißkristallen und Globoiden aus dem Endosperm von *Ricinus communis* nach Strasburger, *E* Harnsäurekristalle, *F* Ammonium magnesiumphosphatkristalle aus dem alkalischen Harn, *G* und *H* Haemoglobinkristalle aus dem Blut des Meerschweinchens (*G*) und Eichhörnchens (*H*) nach Funke

Bei diesen Gebilden handelt es sich zum Teil um organische, zum Teil um anorganische Körper oder es tragen Stoffe beiderlei Art zu ihrer Entstehung bei; jedenfalls können auch anorganische Körper als Kristalle oder in kristallähnlicher Form im Organismus auftreten und unter seinem Einfluß zustande kommen. Beziehungen zwischen organischen und anorganischen Körpern ergeben sich also auch hieraus, doch sind es ebensowenig diese Beziehungen wie diejenigen struktureller Art, denen man auf Grund theoretischer Erwägungen wie auch unter Zuhilfenahme

1) Eine eingehende Darstellung über die Natur und Verbreitung der im Pflanzen- und Tierkörper vorkommenden Kristalle findet sich in A. Meyers Analyse der Zelle (1920).

des Experiments nahezukommen suchte, die uns hier beschäftigen sollen. Durch Zusammenbringen geeigneter Substanzen (Lösungen verschiedener anorganischer und organischer Verbindungen, kolloider Lösungen usw.), die man in bestimmter Weise aufeinander einwirken ließ, ergaben sich Gebilde, die in Form und Zusammensetzung an die Gestalt und Struktur organischer Körper lebhaft erinnern, auch Bewegungen ausführen, die mit denjenigen von Teilen niederer Tiere, etwa der Pseudopodien der Amöben eine ziemliche Übereinstimmung zeigen. Die Nachahmung der Zellformen und Protoplasmastrukturen, die dabei auftretenden Verlagerungen und Verschiebungen von Teilen, die den Wachstums- oder Bewegungserscheinungen am Tier- und Pflanzenkörper gleichen und zur Ausgestaltung mannigfacher Bildungen von Gewebsstruktur führen, hat eine ganze Anzahl einzelner und zusammenfassender Darstellungen veranlaßt, die sowohl von Biologen wie von Physikern und Chemikern unternommen wurden. Es sei in dieser Beziehung auf die Arbeiten von Bütschli, Quincke, Rhumbler, Roux, Gebhardt, Robertson, Mc Clendon, Lehmann, Leduc, Liesegang und Przibram verwiesen; eine neuere eingehende Darstellung wurde von Rhumbler (1921) gegeben.

Wie überraschend die gestaltliche Übereinstimmung der auf experimentellem Wege erzielten Gebilde mit den Formen und Strukturen der Organismen unter Umständen sein mag, es sei nur an die künstlichen Kernteilungsfiguren Leducs und manche andere Zellstrukturen erinnert, so wird man sich des weiten Unterschiedes zwischen diesen und den wirklich „organisierten!“, belebten Körpern immer bewußt bleiben. Von einer Ausfüllung der Lücke zwischen dem Organischen und Anorganischen kann nirgends die Rede sein, sagt Rhumbler in seiner zusammenfassenden Übersicht dieser Bestrebungen, dazu stehen die Bildungen, von allem anderen abgesehen, chemisch allzuweit vom Betriebsstoffwechsel der lebenden Eiweißsubstanzen ab. Andererseits ist nicht zu verkennen, daß „die mechanischen Leistungen der lebenden organischen Substanz in weitem Umfang ihrer Sonderstellung durch das Verhalten der aufgezählten Bildungen beraubt worden sind.“ Auch anorganische Substanz vermag bis zu einem gewissen Grade die mechanischen Leistungen zu verrichten, die man bei den Organismen als Wachstums-, Differenzierungs- und Teilungsfähigkeit kennt.

Dazu gesellen sich dann solche Erscheinungen, wie sie uns bei der Kristallregeneration in einer mit den Vorgängen am Körper

der Organismen ebenfalls zum Teil recht übereinstimmender Weise entgegentreten. Diese Übereinstimmung mußte naturgemäß auch den früheren Beobachtern auffallen. Schon von ihnen wurden die Kristalle als in sich abgeschlossene Individuen angesehen und als solche mit denen der Organismen verglichen. Als man fand, daß die Kristalle wachsen und Verletzungen zu ersetzen vermögen, schien sich die Übereinstimmung noch mehr zu vertiefen (H. Jordan). E. Haeckel widmete dem Vergleich der Kristalle mit Organismen (in der Generellen Morphologie wie auch später) wiederholt eingehende Betrachtungen und dasselbe geschah durch J. Henle und andere namhafte Forscher. So suchte H. Spencer den Ersatz verlorener Teile der Organismen auf ähnliche Kräfte zurückzuführen, wie sie am Kristall wirken, wenn abgebrochene Stücke an ihm ergänzt werden. Freilich findet der Vergleich nicht allgemeine Zustimmung, so nicht bei Weismann, der schon deshalb nicht dafür sein kann, weil er die Regeneration nicht für eine den Organismen allgemein zukommende Eigenschaft, sondern für eine Anpassungserscheinung hält. Ehe wir jedoch auf die für und gegen den Vergleich sprechenden Gründe eingehen, haben wir die Erscheinung der Kristallregeneration selbst kennen zu lernen.

Der Kristall entwickelt sich von einem Kristallisationskern aus. Um diesen legen sich immer neue Teilchen an und zwar erfolgt dieses Wachstum nicht gleichmäßig, sondern verschieden stark in den einzelnen Richtungen, sodaß dadurch ein flächig-eckiger Körper, eben der Kristall entsteht. Die von ihm erlangte bestimmte und höchst regelmäßige Gestalt ist ebenso wie seine Struktur von den im Innern wirkenden Kräften abhängig. Das gleiche gilt für die Organismen, aber freilich für diese in ganz anderer Weise, indem nicht nur die gestaltenden Kräfte im Innern wirken, sondern auch der Materialaufwand bei ihnen (zunächst wenigstens und in der Hauptsache) von hier ausgeht, die Kristalle aber ihren Stoffzuwachs nur von außen her durch Auflagerung aus dem umgebenden Medium zu bewerkstelligen vermögen. Allerdings scheint dieser Unterschied durch das Verhalten der fließenden Kristalle verwischt zu werden, indem ihnen ein Wachstum durch Intussuszeption zugeschrieben wird. Ein solches war man übrigens schon mit Nägeli geneigt, auch den Eiweißkristallen zuzubilligen, worüber die Meinungen freilich geteilt sind (W. J. Schmidt 1924). Vor allen Dingen besitzen aber die fließenden Kristalle die Fähigkeit der Gestalt- und Strukturveränderung unter Rückkehr zu der früheren Form und damit also

eine gewisse Beweglichkeit. Ferner kann bei ihnen die Verschmelzung zweier Kristallindividuen stattfinden und sie zeigen noch andere Eigentümlichkeiten, die man sonst nur bei den Organismen anzutreffen gewöhnt ist. Wenn derartige Kristalle Verletzungen reparieren, so ist dies mehr ein Ausgleichen durch die bei ihnen mit Leichtigkeit zu bewirkenden Verschiebungen, während bei den starren Kristallen andere Ursachen in Frage kommen.

2. Kristallregeneration

Wird ein dafür geeigneter starrer Kristall mit verletzen Flächen, abgebrochenen Ecken oder Kanten in die gesättigte, dem Verdunsten

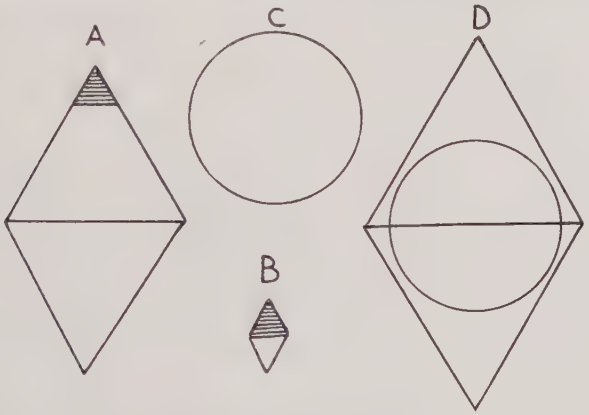


Fig. 61. *A* Alaunoktaeder mit abgeschnittener oberen Ecke, *B* diese Ecke in der Ausbildung zum vollständigen Oktaeder, *C* eine aus dem Alaunkristall gebildete Kugel, *D* ihr daraus neugebildetes Oktaeder (nach Rauber)

ausgesetzte Lösung seiner Substanz gebracht, so werden aus dieser Mutterlauge (an Stelle der verloren gegangenen) neue Teile in einer der betreffenden Kristallform entsprechenden Anordnungen abgelagert. Nimmt man einen Alaunkristall mit einer fehlenden Ecke (Fig. 61 *A*), so wird diese neu gebildet. Rauber ließ bei seinen bekannten Versuchen eine wohl geglättete Kugel herstellen und sah an ihr in der Mutterlauge bald die regelmäßigen Kristallflächen auftreten, bis aus der Kugel allmählich der Oktaeder wieder hervorging (Fig. 61 *D*). Das gleiche ließ sich mit einem Ellipsoid, einer Linse, einem Zylinder, Würfel, Prisma, Kegel usw. vornehmen; immer ergab sich die Wiederherstellung der richtigen Kristallform der betreffenden Substanz, in diesem Fall des Oktaeders.

Im Hinblick auf die Teilstücke von Organismen, die das ganze wiederherstellen, etwa wie ein Zweigstück die ganze Pflanze oder ein Polypen- oder Wurmstück den gesamten Körper, fragte sich Rauber, wie das vom Kristalltorso abgetrennte Stück sich verhielte (Fig. 61 *A* und *B*), d. h. ob es „rückwärts“ (abwärts) die Flächen weiterführend den ganzen Kristall wieder ergänzt oder eine Gegenecke neu bildet. Das letztere geschieht (Fig. 61 *B*), wie das erstere. Das Teilstück bildet also wie der Organismus, das ganze, nur in kleinerem Maßstab aus, kann aber in beiden Fällen durch Wachstum die frühere Gestalt wiedererlangen. Von den zahlreichen kleinen Bruchstücken eines zerschlagenen Kristalls ist jedes in der Lage, einen vollständigen Kristall neu zu bilden so wie das kleine Teilstück eines Infusors, Polypen, Strudel- oder Ringelwurms das ganze herzustellen vermag.

Bei der Regeneration wie beim Kristallisationsprozeß überhaupt wird hinsichtlich des für die Fortführung dieses Bildungsvorgangs nötigen Materials von dem Kristallindividuum eine gewisse Wahl ausgeübt, indem nur die ihm gleichartigen Stoffe aus dem den wachsenden Kristall umgebenden Lösungsgemisch entnommen werden. Der Chromalaunkristall entzieht einer gemischten Lösung von Chromalaun und Chlorzink nur die für ihn verwendbaren Teile der ersteren Substanz und entsprechend verhalten sich die Kristalle anderer chemischer Verbindungen. Obwohl dies natürlich auf bestimmten physikalisch-chemischen Gesetzen beruht, so wird man dennoch eine, wenn auch nur entfernte Ähnlichkeit mit der Wahlfähigkeit der Organismen bei der Aufnahme der ihnen zum Wachstum wie zur Ausübung der übrigen Lebensvorgänge nötigen Stoffe darin sehen. Wir wissen, daß die im Wasser, besonders im Meer lebenden Pflanzen diesem bestimmt Salze und zwar je nach ihrem Bedürfnis in bestimmten Mengen entziehen und daß ähnliches für die im Boden wurzelnden Pflanzen gilt. Ebenso nehmen die Zellen des Tierkörpers und seiner Gewebe die für das Wachstum im allgemeinen und für die Regeneration im besonderen gebrauchten Stoffe in bestimmter Auswahl auf, wie der Ablauf der Lebensvorgänge zeigt, aber überdies durch Versuche mit Entziehen und Beifügen von Salzlösungen zu erweisen war. Hierin kann jedenfalls eine gewisse Übereinstimmung gefunden werden und auch andere Analogien finden sich noch.

Entsprechend der Art des Kristallwachstums vollzieht sich auch die „Regeneration“ in der Weise, daß die Ablagerung nicht

nur an den verletzten Teilen, sondern über die ganze Oberfläche des Kristalls erfolgt. Auch darin fand man einen erheblichen Unterschied mit der Regeneration der Organismen, bei denen sich die Neubildung auf die Wundstelle beschränkt, wenn nicht andere, mit dem Regenerationsprozeß der Kristalle aber gar nicht vergleichbare Neubildungsvorgänge, wie etwa die der sogenannten Reproduktion bei den Pflanzen, hinzukommen. Dazu muß allerdings bemerkt werden, daß nach den darüber angestellten Beobachtungen an den Bruchstellen des Kristalls die Anlagerung von Substanz eine stärkere und das Wachstum infolgedessen ein rascheres ist, als an den natürlichen Flächen, welches zunächst auffällige Verhalten auf die unregelmäßige, mit Erhebungen und Einsenkungen versehene Bruchfläche zurückzuführen sein dürfte. An dieser wie an der bei rascherem Wachstum auftretenden, zahlreiche kristallinische Vor-

Fig. 62. Reparation eines verletzten Kalialaunkristalls in Kalialaun- (*A*) und Chromalaunlösung (*B*). *A a* 1. Dez. 1903 Gewicht 1,3533 g, *A b* 21. April 1904 Gewicht 1,2603 g, *B a* 1. Dez. 1903 Gewicht 1,5221 g, *B b* 21. April 1904 Gewicht 1,3726 g (nach Przibram)

sprünge zeigenden „Rau- oder Wucherfläche“ ist infolge der dadurch gegebenen Oberflächenvergrößerung die Gelegenheit zur Substanzanlagerung vermehrt und das Wachstum erscheint dadurch an den Bruchstellen als ein rascher fortschreitendes. Da sich diese Erscheinung rein physikalisch erklärt, kommt sie für den Vergleich mit den Neubildungen an den Wundstellen der Organismen weniger in Frage.

Die hier über Kristallregeneration und Kristallwachstum geäußerten Anschauungen dürften schließlich mit denjenigen nicht unvereinbar sein, wie sie von der neueren Physik und Kristallographie vertreten werden und in der von F. Rinne gegebenen höchst klaren und übersichtlichen Darstellung ihren Ausdruck finden (Das feinbauliche Wesen der Materie nach dem Vorbild der Kristalle. 3. Aufl. Berlin 1922).

Insofern man in der Verbreitung der Substanzablagerung über die ganze Kristalloberfläche mit Recht einen wesentlichen Unterschied der organischen und Kristallregeneration erblickt, erschien

der Versuch, sie auf die Bruchstelle zu beschränken, von besonderer Bedeutung. Przibram führte ihn auf die Weise aus, daß er verletzte Kalialaunkristalle in eine (durch Ölverschluß) vor Verdunsten geschützte Mutterlauge brachte und dadurch die Reparation erzielte, ohne daß an den Kristallen irgend ein Gewichtsverlust stattgefunden hatte (Fig. 62 *A* und *B*). Ermöglicht wurde dies durch Ablösung von Substanzteilchen an anderen Stellen des Kristalls, was sich durch Abrunden der Ecken und Auftreten von Lösungsdreiecken geltend machte (Fig. 62 *A* und *B*). Durch Gewinnung von Teilchen aus der eigenen Masse des Kristalls und Ablagern solcher an den Bruchstellen kam eine Reparation nur an der Bruchstelle und ohne Vorbildung von Substanz auf der gesamten Oberfläche zustande. Mithin hat der Kristall gewissermaßen aus sich heraus, wenn auch unter Vermittlung der umgebenden Lösung, den Ersatz der verlorengegangenen Teile vollzogen.

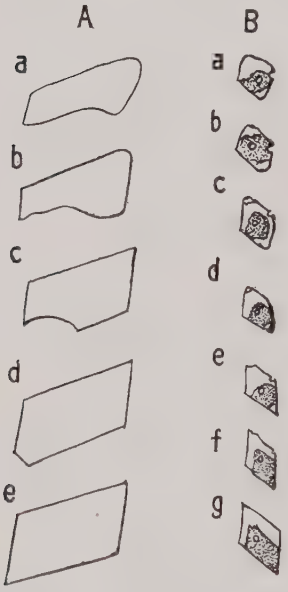


Fig. 63
Formregulation von Haemoglobinkristallen *A*, *a—e* und *B*, *a—g* im Verlauf von reichlich 1 Stunde (nach Przibram)

In noch höherem Maße scheint dies (ebenfalls nach den von Przibram angestellten Versuchen) für verletzte Haemoglobinkristalle zu gelten, die als Kristalle eines vom Organismus hervorgebrachten Eiweißkörpers ein besonderes Interesse beanspruchen. Nach Przibrams Darstellung geht bei den in eine Nährlösung gebrachten Kristallen und zwar auch dann, wenn diese dem Verdunsten ausgesetzt ist, zunächst eine Ergänzung der verletzten Stellen vor sich, indem deren ganz unregelmäßige Form allmählich ausgeglichen wird und die Rhombenflächen wieder zum Vorschein kommen (Fig. 63 *A* und *B*). Nicht früher, ehe die regelmäßige Gestalt wieder hergestellt ist, erfolgt die Größenzunahme des Kristalls an anderen Stellen. Bei dieser Kristallreparation scheinen gleichzeitig Umlagerungen im Innern stattzufinden und wenn diese zur Wiedererlangung der normalen Gestalt beitragen, so würde dadurch die Ähnlichkeit des Vorgangs mit der Regeneration der Organismen noch verstärkt, da auch bei ihr Umgestaltungen der erhalten gebliebenen Teile eine Rolle

spielen. Außerdem bietet diese Art der Kristallreparation ein geeignetes Beispiel für die Anschauung, nach welcher die Kristallform einen Gleichgewichtszustand zwischen der anisotropen Richtkraft und der die Abrundung anstrebenden Oberflächenspannung darstellt. „Wird ein Kristall verletzt, so wird dieses Gleichgewicht gestört und der Kristall müßte so lange eine Deformation erleiden, bis das Gleichgewicht wieder hergestellt, d. h. mit dem verfügbaren Material die ursprüngliche proportionale, aber verkleinerte Kristallform wieder erreicht ist“ (Příbram 1904, 1906 und 1921).

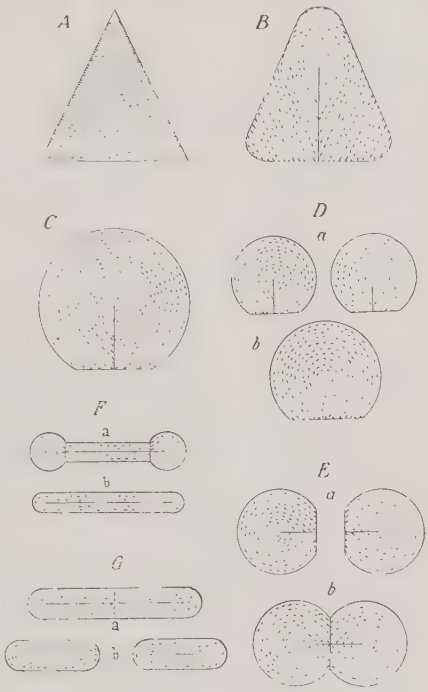


Fig. 64. Fließende Kristalle des Paraazooxyzimtsäure-Äthylesters, hemimorphe Pyramide in allmählicher Annäherung an die Kugelform (*A*—*C*), *D* zwei Kugeln (*a*), die sich zu einem entsprechend großen Tropfen (*b*) vereinigen, *E* Vereinigung mit den Abplattungsflächen und Bildung eines Doppeltropfens (Zwillingsbildung), *F* Ausgleichung der Hantelform zur Stabform, *G* Teilung eines stabförmigen Kristalls (*a*) in zwei solche (*b*). Die Punktierung soll die Struktur in Hinsicht auf die Verteilung der kleinsten Teilchen angeben (nach O. Lehmann)

Umgestaltung und Umlagerung von Teilen ist offenbar bei den sog. flüssigen und fließenden Kristallen leicht zu bewerkstelligen und bewirkt jedenfalls die auch bei ihnen als Regeneration bezeichnete Wiederherstellung ihrer Gestalt. Werden sie aus der Form gebracht, so vermögen sie ohne Beteiligung ihrer Lösung die vorherige Gestalt wieder anzunehmen. Der Vorgang kann sich z. B. in der Weise vollziehen, daß beim Zusammendrücken einer Pyramide die an der Basis abgeplattete Kugelform zustande kommt und diese beim Nachlassen des Drucks zu der früheren Gestalt zurückkehrt (Fig. 64 *B* und *C*). Bruchstücke größerer Kristalle, in welche diese durch einen auf sie ausgeübten Druck zerfielen, suchen alsbald die symmetrischen Formen wieder anzunehmen und sind in diesem Bestreben durchaus erfolgreich. Hier fehlt also die Anlagerung von außen; es

wirken nur innere Kräfte. Freilich handelt es sich dabei anscheinend nur um Verschiebungen der vorhandenen Teile, nicht um Neubildungen, wie sie für die Regeneration der Organismen vor allen Dingen in Frage kommen. Aber auch bei ihnen sind Umgestaltungen des Vorhandenen von großer Bedeutung und so ergeben sich auch in dieser Beziehung Analogien zu den Vorgängen, wie wir sie soeben von den flüssigen und Blutkristallen kennen lernten.

Die Übereinstimmung geht noch weiter, wie aus O. Lehmanns eingehenden Darlegungen dieser Vorgänge und Przibrams sowie Barfurths darauf bezüglichen Ausführungen zu entnehmen ist. Es waren Kristalle verschiedener organischer Verbindungen, an denen diese zu so auffallenden Ergebnissen führenden Untersuchungen angestellt wurden, besonders diejenigen des Paraazooxybenzolsäureäthylesters, des Paraazooxybromzimmtsäureäthylesters, sowie des Ammoniumoleats, einer Art Schmierseife. Die Kristalle der zweitgenannten Substanz stellen für gewöhnlich hemimorphe Pyramiden dar (Fig. 64). Wenn sie bei niederer Temperatur ausgeschieden werden, sollen sie etwas von dem Lösungsmittel in sich aufnehmen und dadurch leichtflüssiger werden. Gleichzeitig wird die Anisotropie bezüglich der inneren Reibung geringer; die Gestalt des Kristalls kann sich der Kugelform mit einer der früheren Pyramide angehörigen Grundfläche annähern (Fig. 64). Zwei solche Kugeln vermögen sich zu einem einheitlichen Gebilde zu vereinigen (Fig. 64 *D*), doch können sich die Kugeln auch mit den platten Flächen aneinander legen und nun als Zwillingsbildung erscheinen (Fig. 64 *E*). Wenn Doppelkugeln mit einem Zwischenstück entstanden, so können sich diese zu einem in seiner Länge gleich dicken Stäbchen ausgleichen (Fig. 64 *F*) und dieses kann durch Teilung in zwei ebenfalls an den Enden abgerundete, entsprechend kleinere Stäbchen zerfallen (Fig. 64 *G*). Die Stäbchen vermögen sich zu krümmen und schlängelnde Bewegungen auszuführen, wodurch eine Bewegung nach der einen oder anderen Richtung zustande kommt, welche an die der Bakterien erinnert.

An den Umbildungsformen der Kristalle entstehen knospenartige Vorwölbungen, die heranwachsen und abfallen, wenn sie eine gewisse Größe erreicht haben. Wie dieses Verhalten und die Stäbchenteilung an die entsprechenden Fortpflanzungsvorgänge der Organismen, besonders der Einzelligen erinnert, so auch die schon erwähnte Vereinigung, zumal das allmähliche Verschmelzen und Zusammenfließen zweier Kristallindividuen, welches an den schlanken

Pyramiden des Ammoniumoleats in höchst überzeugender Weise zu beobachten ist (Fig. 65). Zwei solche an der Spitze zur Berührung gelangende Kristalle setzen die Vereinigung solange fort, bis aus beiden ein einheitliches Individuum entstanden ist (Fig. 65).

Hiermit vergleichbare Vorgänge sind übrigens auch in Konglomeraten von festen Kristallen zu beobachten, wie sie die Metalle darstellen. Beim Erwärmen von Metallblechen, z. B. der Gußlamellen des Cadmiums, finden Grenzverschiebungen der Kristalle in der Weise statt, daß sich die Grenzen einzelner Kristalle gegen die benachbarten verschieben, so daß ein Kristall auf Kosten seines Nachbarn an Umfang zunimmt und dieser von ihm aufgezehrt wird (R. Vogel 1924). Derartige Vereinigungen von Individuen zumal der flüssigen Kristalle kennen wir ebenfalls von den Einzelligen,

Fig. 65. Zwei fließende Kristalle des Ammoniumoleats in den aufeinanderfolgenden Zuständen der Verschmelzung (nach O. Lehmann)

aber auch von den vielzelligen Wesen als Verschmelzung zweier Eier oder Larven zu einem mehr oder weniger einheitlichem Organismus.

Bei den in mancher Beziehung den Kristallen vergleichbaren Kalkkörpern der Echinodermenhaut treten in Verbindung mit Regenerationserscheinungen solche Verschmelzungen ein, wie sie W. J. Schmidt in der Haut der Tiefseeholothurie *Euphronides* auffand (Kap. 5). Allerdings handelt es sich dabei um Bruchstücke von Kalkkörpern, die sich durch Anlagerung von Substanz miteinander vereinigen, um dann zu einer Neubildung von Strahlen zu schreiten, also einen Regenerationsakt durchzumachen. Während aber die normalen Kalkkörper in ihrem optischen Verhalten einem Kalzitindividuum, d. h. einen einheitlichen Kalkspatkristall entsprechen, ist dies bei den vereinigten und regenerierten Bruchstücken nicht mehr der Fall, da mit der Lageänderung auch eine solche der optischen Axen stattgefunden hat. Sie verhalten sich dementsprechend

wie Aggregate aus einer größeren Anzahl von Kalzitindividuen (W. J. Schmidt 1924) und zwar im Gegensatz zu anderen Kalkgebilden der Echinodermen, bei denen wie bei den durch Abbrechen verkürzten Seeigelstacheln die durch Regeneration hinzugefügte neue Kalzitmasse in der gleichen optischen Orientierung an den Stachelrest angesetzt wird.

3. Vergleich der Regeneration bei Kristallen und Organismen

Innere richtende Kräfte, die bei der Entstehung wie bei der Wiederherstellung des Kristalls den einzelnen Teilchen ihre Lage anweisen und die Form des ganzen bestimmen, spielen offenbar wie bei den flüssigen so auch bei den starren Kristallen eine wesentliche Rolle, denn auf ihnen beruht die ganze Formgestaltung. Nun fragt es sich, ob und inwieweit die bei der Regeneration der Kristalle und Organismen wirkenden Kräfte vergleichbar und bis zu einem gewissen Grade vielleicht dieselben sind. Man hat den Kristall wie den Organismus als ein in sich geschlossenes System bezeichnet, dessen Gleichgewicht durch Entfernen einzelner Teile so lange gestört erscheint, bis die verlorenen Teile wieder ersetzt werden. Beim Organismus geschieht dieser Ersatz vom Körper selbst durch andersartige Verwendung, Mobilmachung oder Neubildung von Teilen, beim Kristall hingegen erfolgt sie im Allgemeinen durch Auflagerung neuer Teile von außen her. Auch dann, wenn bei der Kristallregeneration ähnlich wie bei der Regeneration der Organismen Bestandteile des Kristalls aufgebraucht werden, gelangen sie dennoch nicht zu direkter Verwendung beim Neuaufbau der verlorenen Teile, sondern dieser vollzieht sich auch dann aus der umgebenden Lösung, abgesehen vielleicht von dem Verhalten mancher organischen und flüssigen Kristalle.

Von vornherein wird man sich darüber nicht im Unklaren sein, daß zwischen der Regeneration der Kristalle und Organismen ein großer Unterschied besteht, derselbe Unterschied, der zwischen anorganischen Körpern und Lebewesen überhaupt vorhanden ist und sich nie ganz überbrücken läßt, obwohl wir wissen, daß sie im Grunde den gleichen physikalischen und chemischen Gesetzen folgen. Der Aufbau des Kristalls ist ein wesentlich einfacherer als der eines organisierten Wesens und die ihn regelnden physikalisch-chemischen Gesetze sind infolgedessen viel leichter zu übersehen. Bei den Organismen kompliziert sich der Aufbau des Körpers ganz ungemein, schon bei den Einzelligen durch die Struktur des Cytoplasmas und

Zellkernes, noch viel mehr aber bei den aus einer Unzahl sehr verschiedenartiger Zellen bestehenden vielzelligen Pflanzen und Tieren. Die Zusammensetzung des Körpers aus den in einander greifenden Organen und Geweben mit ihrem großen Reichtum an Zellen von verschiedenster Struktur und chemischer Beschaffenheit erschwert die Verfolgung des Waltens jener Gesetze ganz ungemein, zumal die in Frage kommenden organischen Verbindungen selbst von komplizierterem Bau und ihre Moleküle minder einfach als bei den anorganischen Körpern sind.

Sind dies Unterschiede, die nicht nur für die Beurteilung der Regenerationsvorgänge, sondern für die belebten und unbelebten Körper im Allgemeinen gelten, so müssen sie dennoch bei einem derartigen Vergleich in erster Linie berücksichtigt werden. Dies ist denn auch von den einzelnen Bearbeitern der Frage geschehen und mit Recht wurden immer wieder die gerade darin liegenden Schwierigkeiten betont. Neben dem Mangel der Elementarfunktionen, d. h. der Selbstveränderlichkeit, Aufnahme-, Assimilations-, Abgabe- und Fortpflanzungsfähigkeit der Organismen hat man im Hinblick auf die Regeneration besonders auch denjenigen der Selbstregulation hervorgehoben. Wenn einige der vorher besprochenen Erscheinungen der Kristallregeneration und besonders das Verhalten der flüssigen Kristalle jene Bedenken etwas zu vermindern und die Unterschiede ein wenig zu verwischen schienen, so bleiben sie in der Hauptsache dennoch bestehen. Sind zwar die den Organismus beherrschenden Gesetze in letzter Instanz dieselben wie die in den anorganischen Körper wirkenden, so bringen doch die das Leben verursachenden Kombinationen von Substanzen und Kräften ganz eigenartige, den Organismen eigentümliche Wirkungen hervor, die eine besondere Behandlung erfordern. Wie diese hinsichtlich der Regeneration im Sinn einer gewissen Zustimmung oder einer Ablehnung des Vergleichs der betreffenden Vorgänge an organischen und Kristallindividuen von seiten der sich besonders damit beschäftigenden oder der sich ganz allgemein dazu äußernden hervorragenden Biologen ausfiel, ist am besten aus deren eigenen Äußerungen (Rauber, Lehmann, Przibram, Driesch, Weismann, Verworn), sowie aus den früheren Berichten von Przibram (1906) und Barfurth (1912, 1916) zu entnehmen.

4. Kapitel

Die physiologische oder repetierende Regeneration

Gelegentlicher oder zeitweise sich wiederholender Verlust und Ersatz von Körperteilen kommt schon bei den Einzelligen vor (Kap. 1 S. 16ff.). Bei den Vielzelligen ist diese Erscheinung ziemlich verbreitet. Am bekanntesten ist der mit großer Regelmäßigkeit wiederkehrende Laubfall der höheren Pflanzen. Dem für die Tiere gebildeten Begriff der physiologischen oder repetierenden Regeneration entspricht er freilich insofern nicht ganz, als die Neubildung der Blätter nicht von den Wundstellen oder Narben, sondern von den nicht direkt mit diesen in Verbindung stehenden Reserveknospen ausgeht. Übrigens braucht es Wunden und Narben bei der physiologischen Regeneration nicht zu geben, da die Abtrennung der Teile und ihre Neubildung ineinandergreifen und ganz allmählich erfolgen können. Beweise hierfür ergeben sich durch tägliche Beobachtungen an unserem eigenen Körper, so die Abschuppung der Oberhaut, die Abnutzung und Abstoßung von Teilen der Nägel, der Haarausfall, wozu innere Vorgänge wie die periodische Erneuerung des Uterusepithels nach Menstruation und Schwangerschaft, sowie der Untergang von Drüsen- und Blutzellen und deren andauernde Neubildung hinzukommen.

Regenerationsprozesse gehen hier freilich in Wachstums- und Entwicklungsvorgänge über, denn auch zu deren Wesen gehört die andauernde Neubildung von Zellenmaterial, die durchaus nicht nur während der eigentlichen Entwicklungszeit, sondern viel länger, unter Umständen während des ganzen Lebens stattfinden kann. Ein vortreffliches Beispiel dafür bietet die Oberhaut des menschlichen Körpers und der höheren Wirbeltiere.

1. Der Verlust und Ersatz epidermoidaler Gebilde bei den Wirbeltieren

Im Embryonalzustand, ähnlich wie bei den niederen Wirbeltieren dauernd (Fig. 66 *A — C*), besteht die Oberhaut nur aus einer oder wenigen Zellenschichten, um später mehr- oder vielschichtig

zu werden. Zunächst sind ihre Zellen protoplasmareich und lebenskräftig, doch ändert sich das bald in den oberen Lagen, die den

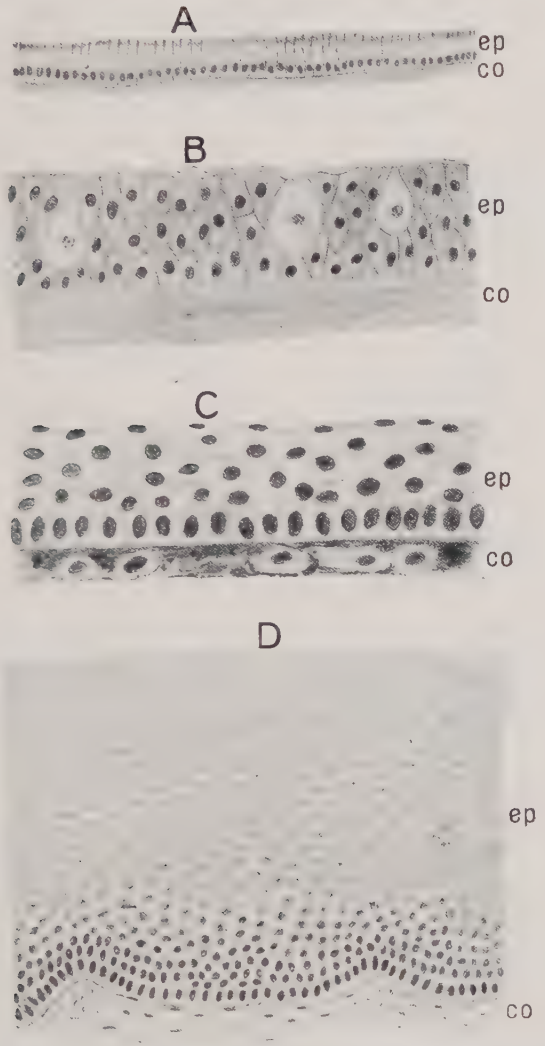


Fig. 66. Schnitte durch die Körperhaut von *Amphioxus* (*A*), *Petromyzon* (*B*), *Triton* (*C*), eines Säugetieres (*D*), um die Ein-, Mehr- und Vielschichtigkeit zu zeigen; *ep* die saftreichen Zellenschichten, darüber (in *D*) die vertrocknenden Schichten der Epidermis, *co* Corium, Cutis, Unterhaut

Körper decken und ihn gegen irgendwelche mechanische oder andere äußere Schädigungen bis zu einem gewissen Grade schützen.

Die Notwendigkeit eines solchen Schutzes ergibt sich besonders bei dem Übergang zum Landleben. Während bei den wasserlebenden Fischen und Amphibien die Epidermis nur aus wenigen saftreichen Zellenschichten besteht (Fig. 66 *B* und *C*), erfahren bei den landlebenden Wirbeltieren die äußeren Zellenlagen der vielschichtig gewordenen Oberhaut dadurch eine gewisse Festigung, daß ihr vorheriger Cytoplasmareichtum verloren geht und sie allmählich vertrocknen. Die untersten Schichten bleiben als Stratum germinativum protoplasmareich und höchstlebenskräftig, da sie für den Ersatz der darüberliegenden Schichten zu sorgen haben (Fig. 66 *D*). Diese bilden das körnchenreiche Stratum granulosum und das (durch Verflüssigung der Körnchen) heller gewordene Stratum lucidum, welches nach außen in das Stratum corneum dadurch übergeht, daß die Kerne undeutlich werden und schließlich ebenso wie das Protoplasma schwinden. Die Zellen der Hornschicht veröden und vertrocknen, um zu dünnen Plättchen und Lamellen zusammenzukleben, die sich in Form von dünnen Schüppchen dauernd von den darunter liegenden Oberhautschichten ablösen.

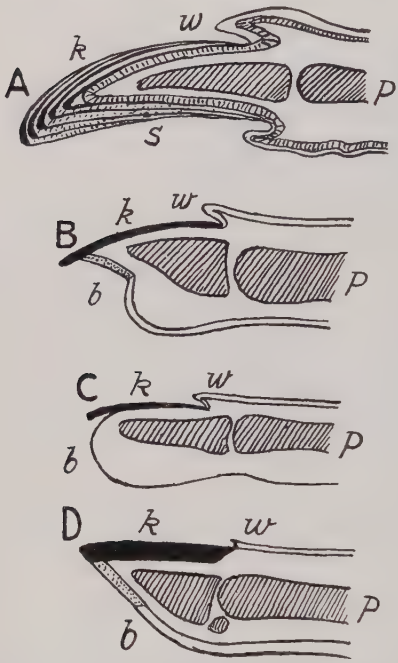


Fig. 67. Sagittalschnitte des distalen Fingerendes in schematisierter Darstellung zur Erläuterung der Krallenbildung bei Wirbeltieren; *A* Reptil, *B* Carnivor, *C* Mensch, *D* Pferd; *b* Fingerballen, *k* Krallenplatte, *p* Phalangen, *s* Krallensohle, *w* Krallenwall (nach Göppert und Boas)

Der ganze Vorgang befestigt sich dadurch noch vielmehr, daß das Abwerfen umfangreicher Teile im Zusammenhang erfolgt, wie es bei der Häutung der Reptilien geschieht. In größeren oder geringeren Zwischenräumen, bei unseren einheimischen Reptilien unter Umständen im Sommer jeden Monat, kann die ganze den Körper bedeckende Hornschicht (als sog. Natterhemd der Schlangen) im Zusammenhang oder in einzelnen Fetzen abgeworfen werden. Dafür ist eine außerordentlich starke Produktion von Zellenmaterial erforderlich. Dasselbe gilt für jene ungemein stark verhornten Teile,

wie sie in bestimmten Körperpartien auftreten, wo es sich darum handelt, einen größeren Widerstand zu leisten, besonders an den Zehen- und Fingerspitzen als Nägel, Krallen und Hufe. Das sind feste Hornplatten, die das vorderste Fingerglied umscheiden (Fig. 67 *A*) oder in der Hauptsache den Rücken der Zehenspitze bedecken, aber doch auch ventralwärts übergreifen (Fig. 67 *B* und *C*). Die Abstoßung der äußeren Schichten geschieht durch die fortwährende Abnutzung der peripheren Teile, die durch Nachschub vom Grunde her ersetzt werden. Hier befindet sich eine Integumentfalte, der sog. Krallenwall (Fig. 67 *A* — *C*) und eine Art Einfalzung des proximalen Nagelendes in das Integument, der Krallenfalz, der die Bildungsstätte für das Krallenmaterial darstellt. Besonders umfangreich gestaltet sich die Krallenbildung im Hornschuh der Huftiere, besonders der Pferde (Fig. 67 *D*).

Die Abstoßung und Neubildung von Teilen erfolgt bei den zuletzt besprochenen Gebilden in weniger auffallender Weise, wie dies auch die umfangreichen Hornbildungen am Panzer der Schildkröten, Krokodile, der Schuppen- und Gürteltiere, desgleichen auch die Hörner der Huftiere und den Vogelschnabel betrifft. Übrigens kann bei dem letzteren sogar ein etwas umfangreicheres Abwerfen von Teilen stattfinden, wie das Verhalten des Larven- oder Papageientauchers (*Fratercula arctica*, Lund) zeigt. An dessen dickem Schnabel wird nicht nur die äußere Hornschicht regelmäßig abgestoßen, sondern ebenso eine während der Brutzeit auftretende, zum Halten der erbeuteten Fischchen bestimmte Hornplatte. Ebenso sollen die hornigen Anhänge der Augenlider abgestoßen und erneuert werden.

Die Hörner der Huftiere wachsen bekanntlich zu mächtigem Umfang heran, um einen dauernden Schmuck und eine gefährliche Waffe zumal der männlichen Horntiere zu bilden. Sie pflegen einem Knochenzapfen des Schädels aufzusitzen und dauernd mit ihm fest verbunden zu sein. Aber auch das ist nicht unbedingt nötig und die Zugehörigkeit zu den Erscheinungen der physiologischen Regeneration tritt dann deutlicher hervor, wenn das Gehörn abgeworfen und wiederum gebildet wird, wie dies beim Gabelbock (*Antilocapra americana*) in regelmäßigen Zwischenräumen geschieht. Wenn die Hörner, d. h. deren Hornscheiden nach der Brunst entfernt werden, so ist darunter auf dem sehr umfangreichen Stirnzapfen die neue Scheide bereits in der Anlage vorhanden und dürfte das Abwerfen des alten Hornes mit veranlassen (Fig. 68 *C*). Das Gehörn

mit seinem charakteristischen Seitensproß bildet sich dann von neuem aus (Fig. 68 *A* und *B*), wobei die den Stirnzapfen überdeckenden Hautteile samt ihren Haaren mit aufgenommen werden, was übrigens auch beim Gehörn der Rinder geschieht (Nitsche, M. Weber).

Das letztere Verhalten erinnert an dasjenige der Giraffe, deren Gehörn aus dauernd von der behaarten Haut überzogenen Stirnzapfen besteht. Die Haut wird also hier nicht wie bei den Hirschen entfernt und läßt sich deshalb mit den integumentalen Hörnern der *Antilocapra* und anderer Cavicornier vergleichen. Bei den Hirschen

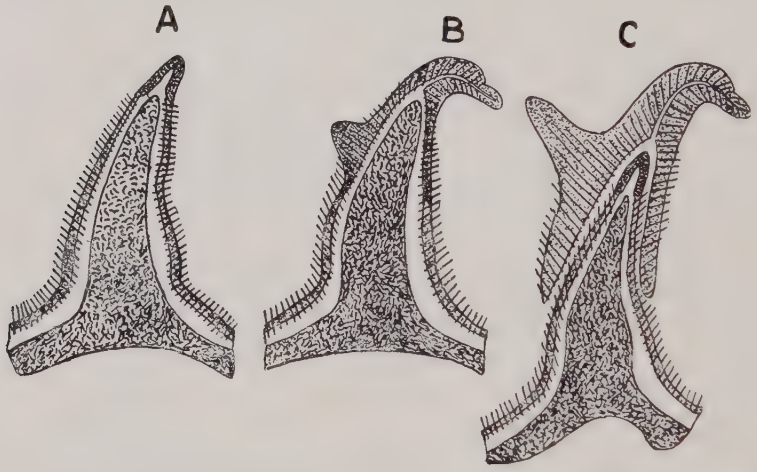


Fig. 68. Gehörnbildung beim Gabelbock (*Antilocapra americana*), *A* kurz nach dem Abwerfen der Hornscheide, *B* späterer Zustand mit dem vorderen Hornzacken, die behaarte Haut geht in die Hornscheide über, *C* unter dem alten Horn die neue Hornspitze, die in die behaarte Haut des Stirnzapfens übergeht (nach H. Nitsche aus Max Weber)

hingegen werden die integumentalen Teile, welche den Stirnzapfen und das junge Geweih bedecken, durch das Fegen vollständig zerstört und das fertige Geweih ist nur knöcherner Natur. Wenn es ebenfalls abgeworfen wird, überzieht sich an der Wundstelle der Rosenstock zunächst mit neuer Haut und beim Heranwachsen des umfangreichen Geweihs aus den kleinen Zapfen bleibt es vorläufig von der Haut mit allen ihren zugehörigen Teilen überdeckt, bis diese beim Fegen gewaltsam entfernt werden und der Neubildungsprozeß sich später wiederholt. Dieser stellt in verhältnismäßig kurzer Zeit, beim Edelhirsch im Verlauf von 3—4 Monaten, die enorme Masse des neuen Geweihs wieder her.

Eine bedeutende Leistung des Organismus stellt auch die Neubildung des Feder- und Haarkleides bei der Mauser der Vögel und beim Haarwechsel der Säugetiere dar. Beide Prozesse erfolgen in der Haut und zwar besonders auf Kosten der Epidermis. Die Mauser der Vögel erinnert an das Abwerfen des Schuppenkleids der Reptilien, wie denn auch die Vogelfedern aus den Reptilienschuppen hervorgegangen sein dürften. Dafür spricht ebenfalls ihre Ontogenie, denn wie die Schuppen entstehen die Federn als Hauterhebungen, die sich aus der Cutispapille und ihrem Epidermisüberzug zusammensetzen (Fig. 69 *A* und *B*). Das ist die erste Anlage der Dunenfeder, deren Spule und Strahlen durch allmähliche Differenzierung dieses ersten Federkeims entstehen (Fig. 69 *C*). Das untere Papillenende liefert den Federkeim für die endgiltige Feder, die sich bald entwickelt und heranwachsend die Spule der Embryonalfeder vor sich herschiebt und sie dadurch aus ihrer Tasche herausdrängt (Fig. 70 *A* und *B*). Die Bildung der Konturfedern ist im wesentlichen dieselbe. Die Papille in der Spule reicht samt Epithel und Follikel noch ein Stück weiter in die Tiefe und dieser Federkeimrest liefert bei der Mauser das Material für die neue Feder. Jede Konturfeder entsteht also aus dem Keim der vorhergehenden und diese sind in letzter Instanz auf denjenigen der Dunenfedern zurückzuführen (Studer, Klee, Davies, Gadow, Keibel, Maurer, W. Krause). Wie die Dunen durch die endgiltigen Federn ersetzt werden, so das Jugendkleid durch das Alterskleid und dieses ist wieder einem ein- oder zweimaligem Wechsel im Jahre unterworfen. Dieser Wechsel kann allmählich erfolgen, so daß er äußerlich weniger auffällt und die Vögel nicht so sehr dadurch behindert sind; er kann aber auch tief eingreifender Natur sein, indem ein beträchtlicher Teil des Federkleids fast gleichzeitig abgeworfen wird, so daß die

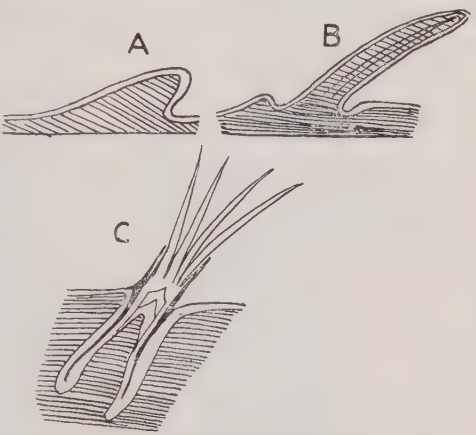


Fig. 69. *A* erste Anlage der Feder, *B* weitere Erhebung und beginnende Einsenkung, *C* Erstlingsdune mit Federscheide (schwarz) und Pulpa (schraffiert); die (schraffierte) Lederhaut überdeckt von der (hellen) Oberhaut (nach Maurer)

Flugfähigkeit stark beeinträchtigt und der Vogel durch den ganzen Vorgang recht mitgenommen erscheint.

Obwohl man geneigt ist, den Haaren der Säugetiere eine andere Herkunft zuzuschreiben als den Vogelfedern und Reptilienschuppen, zeigen die Vorgänge des Feder- und Haarwechsels manche

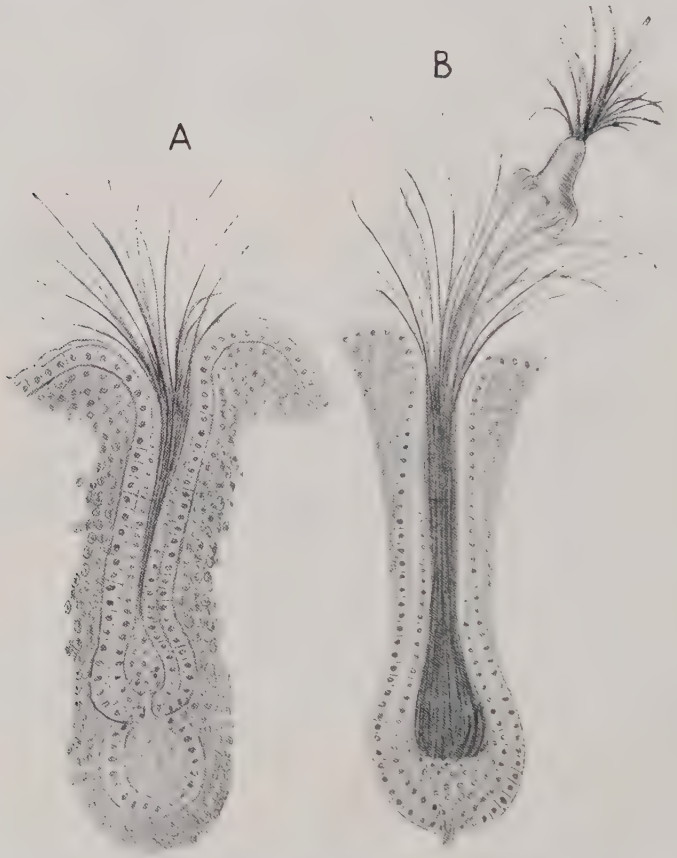


Fig. 70. Längsschnitt durch den Federbalg des eben ausgeschlüpften (*A*) und des 14 Tage alten Pinguins (*B*); in *A* unten der Federkeim der definitiven Feder, in *B* diese in Ausbildung, auf ihren Strahlen die ausgehobene Embryonalfeder (nach Th. Studer)

Übereinstimmung. Im Gegensatz zu der Anlage von Schuppen und Federn fehlt bei der Haarentwicklung zunächst die Cutispapille; vielmehr entsteht das Haar als kolbenförmige, in die Lederhaut eindringende Wucherung der unteren Epidermisschichten, mit der sich erst nachträglich die Cutispapille verbindet (Fig. 71 *A*). Über ihr

entsteht am Grunde des Epidermiszapfens das epitheliale Keimlager des Haares, worin alsbald zahlreiche Teilungen auftreten und durch Verhornen der Zellen der Haarschaft gebildet wird, der in dem Oberhautzapfen vorwachsend schließlich zu Tage tritt (Fig. 71 *B* und *C*).

Nachdem sich das Haar verstärkt und weiter ausgebildet hat, bleibt es bei den einzelnen Säugetieren und in den verschiedenen Körpergegenden verschieden lange erhalten. Manche Haare wie die der Pferdemähne und des Schweifes, der Schwanzquaste bei den Rindern, die Borsten der Schweine sollen (nach Plate 1922) dauernd erhalten bleiben, während sonst ein Haarwechsel fortwährend oder in gewissen Zwischenräumen stattfindet. In einem wie im anderm Fall müssen die ausfallenden Haare durch neue ersetzt werden.

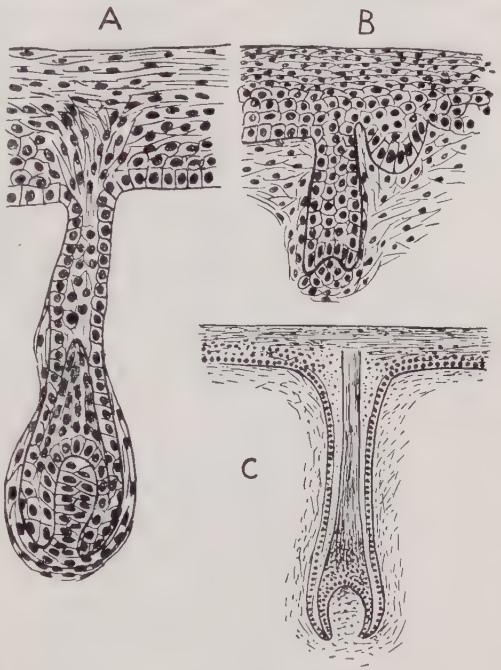


Fig. 71. *A* Beginnende und etwas ältere Haaranlage, letztere mit der Papillenbildung. *B* die schlauchförmige Haaranlage verlängert, über der Papille die beginnende Bildung des Haarschaftes (nach E. Maurer), *C* Haarschaft durch Verhornen der Zellen des Haarkeims in weiterer Ausbildung. Die schlauchförmige Haaranlage umgeben von der Cutis, die in die Papille übergeht

Die Altersveränderung des Haares macht sich in der abnehmenden Zellvermehrung und dem Zurücktreten des Verhornungsprozesses geltend. Infolge der in der Haarzwiebel sich vollziehenden Veränderungen lockert sich das Haar und löst sich von seinem Keimlager ab. Es erscheint am unteren Ende kolbig verdickt und zuletzt wie ausgefasert, wodurch es zum Ausfallen vorbereitet ist und nun herausgerissen oder von dem Ersatzhaar hinausgedrängt wird. Dieses bildet sich von derselben Papille aus, von der das Kolbenhaar abgelöst wurde und zwar entsteht die Anlage des neuen Haares als ein Epithelsproß vom Ende des Haarbalges, wobei für das Ersatzhaar

eine neue Papille zustande kommt. Über ihr entwickelt sich das neue Haar ganz wie das alte, das noch einige Zeit bestehen bleibt, um schließlich durch die Wirkung des vordringenden neuen Haares ausgestoßen zu werden (Fig. 72 *A—D*), Genaueres über diese Vorgänge findet man in den älteren Arbeiten von Unna, Koelliker,

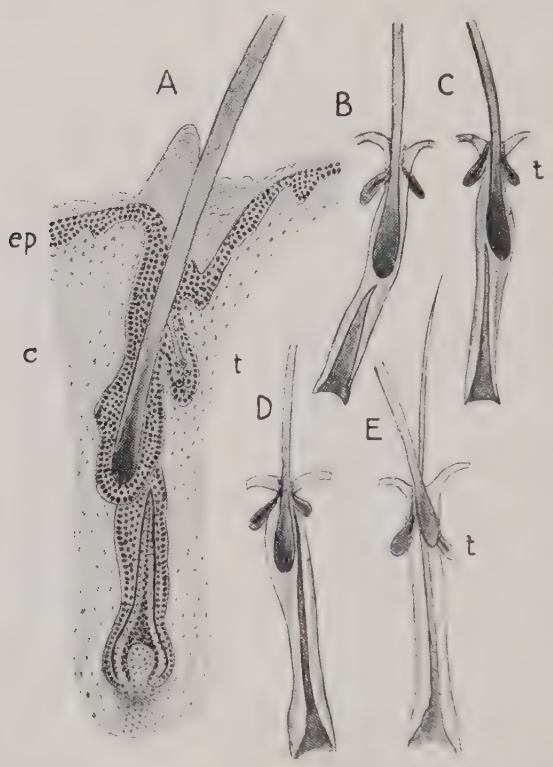


Fig. 72. *A* Augenwimper mit dem darunterliegenden Ersatzhaar, *B—E* ausgezogene Augenwimpern eines einjährigen Kindes mit dem jungen (*B*, *C*), sich vergrößernden (*C*, *D*) und herauswachsenden Ersatzhaar (*E*); oben am alten Haar die Talgdrüsen (aus Koellikers und Schaffers Gewebelehre); *ep* Epidermis, *c* Cutis, *t* Talgdrüsen

Maurer und neueren Zusammenstellungen von O. Hertwig, Keibel, W. Krause, Maurer, Bütschli, Plate u. a. Der Haarwechsel hängt zumeist von äußeren Verhältnissen, besonders von der Temperatur ab, wobei im Frühjahr oder zu Anfang des Sommers ein beträchtlicher Teil des Haarkleids (der Winterpelz) verloren geht. Bei den im Winter anders wie im Sommer gefärbten Säugetieren, so beim Hermelin muß dieser Wechsel zweimal erfolgen. Er pflegt übrigens

nicht so tief eingreifender Natur zu sein wie die Mauser mancher Vögel. Zwischen raschem Wechsel des Haarkleides und allmählichem Haarausfall gibt es alle Übergänge und dieser kann zu einem andauernden, verhältnismäßig wenig bemerkbaren werden, wie wir ihn vom Menschen kennen.

Der Ersatz der Haare durch anders gefärbte, wie man ihn vom Sommer- und Winterpelz einiger Säugetiere kennt, erscheint von besonderem Interesse. In kleinerem Maßstab läßt sich ein solcher Farbwechsel auf experimentellem Wege erzielen. So zeigte W. Schultz (1915/16), daß bei dem an Ohren, Nase, Schwanz und Füßen schwarz, sonst aber weiß gefärbten sog. Russen-(Himalaya-)Kaninchen durch teilweises oder gänzliches Entfernen der Haare eine Abänderung der Haarfarbe (aus weiß in schwarz) erzielt werden kann. Über die dafür in Betracht kommenden Ursachen, Stoffwechselvorgänge, oder welcher Art sie sein mögen, ist einstweilen nicht viel sicheres auszusagen (W. Schultz, H. H. Collins 1918/19).

2. Häutung und verwandte Vorgänge am Arthropodenkörper

Die Hautdecke und ihre Anhänge sind der Abnützung und anderen Schädigungen stark ausgesetzt, so daß die Erneuerungsmöglichkeit bei ihnen besonders notwendig erscheint. Das gilt in

Fig. 73. Schmetterlingsraupe in Häutung; die alte Haut infolge ringförmigen Einreißens zurückgestreift und die alte Kopfkapsel abgehoben, der neuen noch anhängend, ebenso der alte Seitentracheenstamm noch sichtbar (aus Nitsche-Escherich, Forstinsekten)

ähnlicher Weise wie für die Wirbeltiere auch für die Gliedertiere, nur daß die Neubildung entsprechend der Entstehungsweise des Chitinpanzers ganz anders verlaufen muß. Haare sind auf der Hautdecke der Arthropoden sehr verbreitet, aber sie erscheinen als Fortsätze des kutikularen Hautpanzers, mit dem sie als ganzes verbunden und daher auch bei ihrer Erneuerung von ihm abhängig sind (Fig. 73, 74). Die Hautdecke pflegt im ganzen abgeworfen zu werden und das bereits mit der neuen Hautdecke versehene, gehäutete Tier schlüpft daraus hervor (Fig. 73—76). Also werden auch die Anhänge des Hautpanzers von dem Häutungsprozeß betroffen, der rein äußerlich betrachtet eine gewisse Ähnlichkeit mit demjenigen eines Wirbeltiers hat, das seine Haut in großen Stücken oder im ganzen abwirft, wie wir es von den Schlangen kennen.

Da der Hautpanzer der Gliedertiere im einheitlichen Zusammenhang als Cuticula bei der Embryonalentwicklung abgeschieden wird und nur bis zu einem gewissen Grade ausdehnungsfähig ist, die jungen Tiere (mit oder ohne Metamorphose) aber bedeutend wachsen

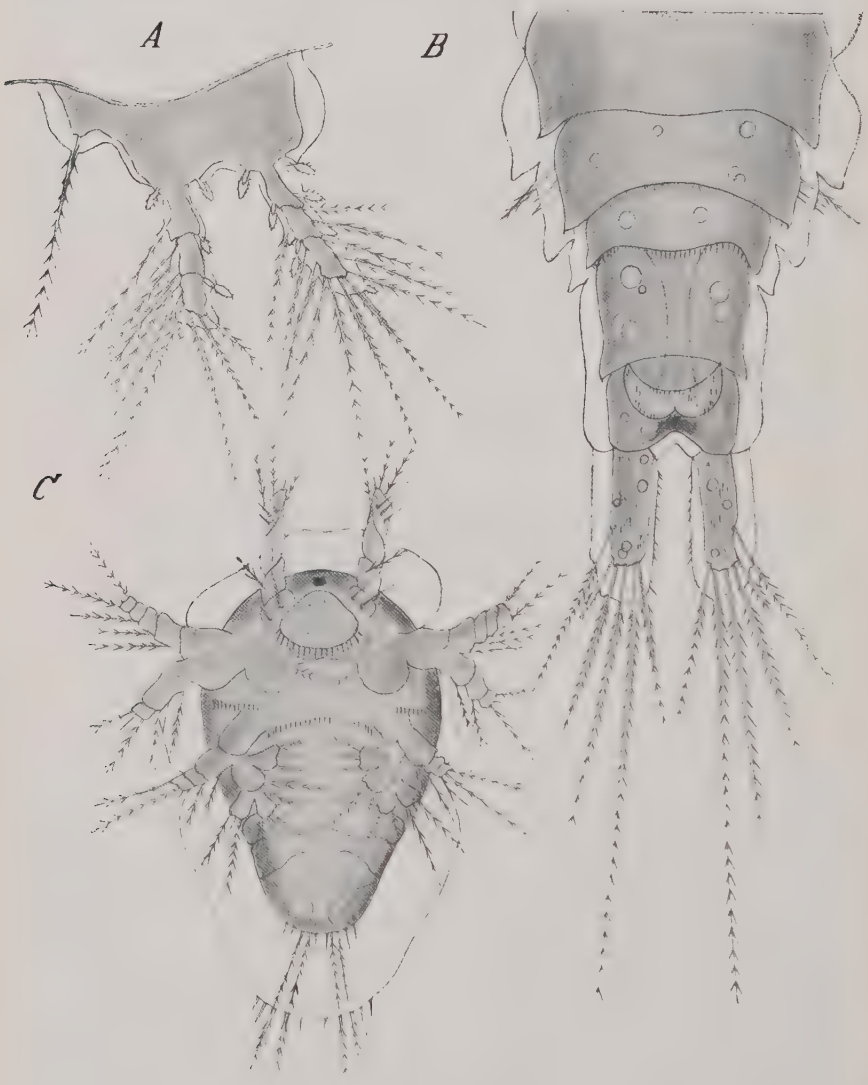


Fig. 74. Häutungszustände vom *Cyclops strenuus*, *A* vierter Fuß, *B* Hinterende, beide mit abgehobener Chitindecke und darunter liegenden Neubildungen, *C* Metanauplius des dritten Stadiums mit der bereits weit abgehobenen Larvenhaut (nach einer Originalzeichnung von W. Ziegelmeyer)

und ihren Körperumfang nicht selten auf das mehrfache vergrößern, so ist dies ohne Erneuerung der Hautdecke nicht durchführbar. Dementsprechend findet sich zu gewissen Zeiten unter der alten bereits die Anlage der neuen Chitindecke, deren Form wiederholend oder wo es nötig ist, Neubildungen aufweisend (Fig. 74). So sieht man bei durchsichtigen niederen Krebsen wie Copepoden und Cladoceren die neuen, schon weit ausgebildeten Teile von der alten Haut wie von einem Futteral umgeben, wobei die Haare und sonstigen Anhänge der Körperoberfläche deutlich zu erkennen sind (Fig. 74). Durch das Wachsen und Andrängen der neugebildeten Teile wird die Hülle an schwächeren Stellen gesprengt und kann nunmehr abgestreift werden (Fig. 73—77). Das gehäutete Tier schlüpft aus der Hülle hervor, die häufig in vollständigem Zusammenhang (als Exuvium) zurückbleibt (Fig. 75 und 76).

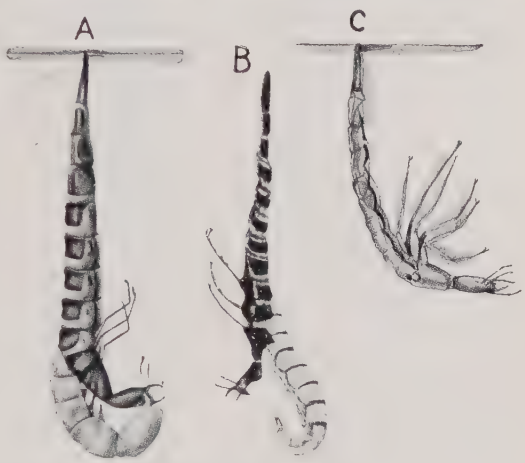


Fig. 75. *A* und *B* die in Atemstellung mit dem Hinterende an der Wasseroberfläche hängende Junglarve des Gelbrands (*Dytiscus marginalis*) in der Häutung; Vordringen des Körpers aus der im Abstreifen begriffenen Haut, *C* die leere Larvenhaut noch an der Wasseroberfläche hängend (nach H. Blunck)

Letzteres ist auch dann der Fall, wenn man es nicht erwarten sollte, weil der Chitinpanzer sehr hart ist, wie z. B. beim Flußkrebs, bei dem das Aufspalten der alten Haut, das Ablösen und Herausziehen der neuen Teile, wie überhaupt der ganze Häutungsprozeß sehr eingehend beobachtet und zum Schluß berichtet wurde, daß man einen zweiten Krebs neben dem ersten zu finden glaubte, so vollkommen hatten sich die Rißstellen an den Gliedmaßen wie am übrigen Körper wieder geschlossen (Huxley, Der Krebs S. 30). Ähnliches ist bei vielen anderen Gliedertieren wahrzunehmen, wie aus den von H. Blunck an Gelbrandlarven angestellten Beobachtungen und den von ihm gegegebenen Abbildungen hervorgeht (Fig. 75 und 76).

Je nach der Organisation und dem Entwicklungszustand vollzieht sich die Häutung in verschiedener Weise, ebenso wie ihre

Dauer und die Zahl der Häutungen verschieden ist. Die Eintagsfliegen (Ephemeriden), die ein sehr lang andauerndes Larvenleben haben, können während diesem an 20 Häutungen durchmachen. Auch bei Geradflüglern ist die Zahl der Häutungen beträchtlich, bei

Fig. 76. *Dytiscus marginalis*, *A* die Altlarve vor der Häutung zur Puppe (aus der Puppenzelle genommen), *B* und *C* die Häutung zur Puppe, Abstreifen der Larvenhaut, *D* und *E* die Puppe neben der abgestreiften Larvenhaut (*E*), *F* Abstreifen der Larvenhaut durch den Jungkäfer (nach H. Blunck)

Phasmiden und Mantiden z. B. an 12; auch bei Acridiern kann sie bis 8 betragen, ebenso bei Grylliden und anderen Orthopteren wie Archipteren, bei den Libellenlarven bis zu 10. Auch die Schmetterlingsraupen können sich unter Umständen bis neunmal häuten, einige Hautflüglerlarven bis achtmal, obwohl beide es für gewöhnlich nur fünfmal tun, ebenso wie die Larven der Zweiflügler und Hemipteren, bei denen die Zahl der Häutungen aber auf 3 und sogar auf 2 wie bei den Cocciden hinuntergehen kann. Die Käferlarven pflegen sich auch nur dreimal zu häuten, obgleich manche von ihnen die Häutung fünfmal und andere sogar noch mehrmals vollziehen, angeblich sieben- und sogar zehn- bis zwölfmal. Die vorerwähnten Gelbrandlarven (Fig. 75 und 76) häuten sich nur dreimal (Blunck 1923).

Ähnliche, wenn auch nicht so weitgehende Verschiedenheiten finden sich bei den übrigen Gliedertieren, die wenn sie nicht wie Krebse und Insekten eine Anzahl durch Häutungen unterbrochene Larvenstadien durchmachen, zum mindesten wie Myriapoden und Arachnoiden von der geringen Jugendgröße bis zu derjenigen des ausgebildeten Tieres heranwachsen müssen und dies nur durch Abwerfen und Erneuern der Chitindecke zu bewerkstelligen vermögen. Für die Myriapoden, die wie die Diplopoden mit einer sehr geringen Zahl von Beinpaaren das Ei verlassen und deren Dreizahl auf die spätere bedeutende Zahl erhöhen müssen, ergibt sich das von selbst, aber auch die Chilopoden durchlaufen eine große Zahl von Häutungen; bei *Lithobius* und Verwandten sind es (nach Verhoeff) mindestens 10, wobei die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, daß sich auch die ausgewachsenen Tiere noch häuten.

Von den Arthropoden sind es besonders die Crustaceen, die eine große Zahl von Häutungen durchmachen. Unter den niederen Krebsen durchlaufen die Cyclopiden allein 5—6 Naupliusstadien, an deren Ende sie jedoch von der Gestalt des ausgebildeten Tieres noch immer weit abweichen und diese oder die endgiltige Größe erst durch weitere Häutungen erreichen. Aber auch später finden noch solche statt. Vom Flußkrebs wird angegeben, daß er sich in den ersten Jahren zwei- bis dreimal jährlich häutet und beim Hummer soll dies in den beiden ersten Jahren sogar sieben- bis achtmal geschehen. Aber auch die alten, mit festem Panzer versehenen Krebse erneuern diesen und beim Flußkrebs findet diese Häutung jedes Jahr gegen die Mitte des Sommers statt.

Da die Chitinbekleidung nicht nur außen am Körper vorhanden ist, sondern sich von den Körperöffnungen auch ins Innere, in den

Vorder- und Enddarm, in die Tracheenröhren, sowie in die Geschlechtsausführungsgänge erstreckt, so liegt es von vornherein nahe, daß auch diese inneren Teile von der Häutung betroffen werden und eine Erneuerung ihrer Chitinauskleidung erfahren. Auch dafür bietet der Flußkrebs ein vorzügliches Beispiel, da sein Magen eine feste Chitinauskleidung besitzt und mit starken Chitinleisten und Zähnen ausgestattet ist. Diese werden bei der Häutung abgelöst und durch den Mund nach außen befördert, ebenso wie die Chitin-

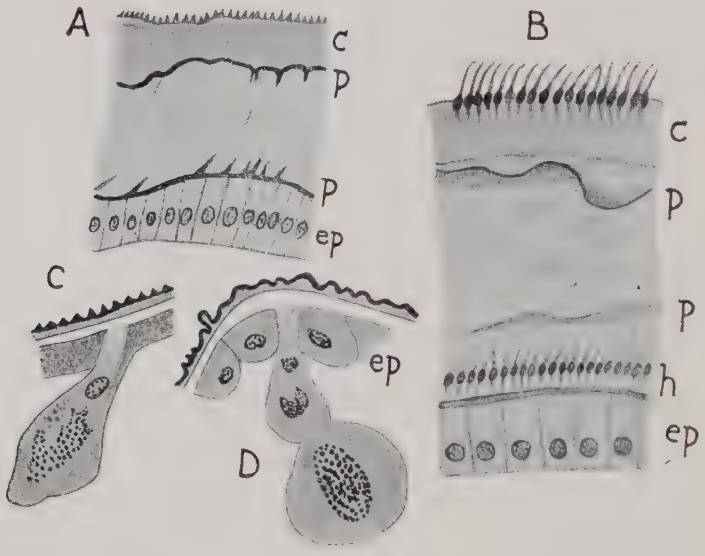


Fig. 77. *A* und *B* Schnitte durch die Rückenhaut der Schwammspinnerraupe am Anfang und weiteren Fortschreiten der vierten Häutung, *C* und *D* Versonsche Drüsen der Seidenspinnerraupe, darüber das Körperepithel und das etwas abgehobene Chitin (*c*); *c* die alte Chitindecke, *p* plasmatische Schicht, *ep* Epithel, darüber die neue Cuticula, *h* die Häutungshärchen (nach Plotnikow)

bekleidung des Enddarms diesen durch die Afteröffnung verläßt. Beim Flußkrebs wie bei anderen Macruren haben sich schon vor der Häutung in Taschen der Magenwand die sog. Krebssteine gebildet, die in der Hauptsache aus kohlensaurem Kalk bestehen und indem sie in der Häutungszeit aufgelöst werden, das zur Verstärkung des Chitinpanzers nötige Material an Kalksalzen liefern.

Bei den Tracheaten wird auch die Chitinauskleidung der Atmungsröhren anscheinend bis recht tief in diese hinein abgelöst und soweit als möglich durch die Stigmenöffnungen nach außen befördert. Schon aus diesen letzteren, die Häutung begleitenden Vor-

gängen ist zu entnehmen, daß diese tief eingreifender Natur sein müssen. Es kommen noch besondere Einrichtungen hinzu, die ihr Zustandekommen ermöglichen und unterstützen, so das Auftreten der sog. plasmatischen Schicht unter der alten Chitindecke, vermutlich einer Absonderung des Körperepithels (der Hypodermis, Fig. 77). Außerdem wird durch die Tätigkeit besonderer, oft regelmäßig angeordneter Hautdrüsen (der sog. Verson'schen Drüsen Fig. 77) zwischen der alten und der vom Körperepithel abgeschiedenen neuen Haut eine Flüssigkeitsansammlung hervorgerufen, die ebenfalls zum Abheben und späteren Ablösen der alten Chitindecke beiträgt. Vermutlich finden dabei auch Lösungs- und Erweichungsvorgänge statt, die den Häutungsprozeß befördern. Die Menge der Exuvialflüssigkeit ist unter Umständen recht beträchtlich und ebenso der zwischen der alten und neuen Haut entstehende Zwischenraum, ehe die erstere völlig abgelöst und abgeworfen wird. Zarte Härchen, die an den Hypodermiszellen auftreten und vorübergehender Natur sind (die sog. Häutungshaare Fig. 77) scheinen das Abstoßen der Haut ebenfalls zu unterstützen und vermutlich kommen noch andere derartige Einrichtungen hinzu. Auch die unter der Haut gelegenen Körperteile schwellen an und üben einen Druck gegen die Oberfläche aus, der mit demjenigen der Flüssigkeitsabscheidung die Hautablösung ebenfalls befördert.

Durch alles dies wie durch das Abstoßen der Haut selbst (an den äußeren und inneren Teilen) muß der Körper ungemein stark in Anspruch genommen werden. Es ist zu bedenken, daß auch die Verbindungen der Muskeln mit dem Chitinskelett neu herzustellen und zu verstärken sind und daß ähnliches für die Chitinauskleidung der Tracheenröhren, sowie des Vorder- und Enddarmes gilt. Die Hautdecke selbst erscheint nach der Häutung ganz weich; bei dunkelgefärbten Krebsen, Spinnentieren, Tausendfüßern und Insekten ist die Färbung des Chitinpanzers meist eine viel hellere oder völlig farblose. Der junge, aus der Puppenhülle schlüpfende Gelbrandkäfer erscheint blendendweiß, was gegenüber der bald erlangten dunkelbraunen Färbung des älteren Käfers einen ungemein starken Kontrast ergibt. Frisch gehäutete Gliedertiere, wie die sog. „Butterkrebse" sind wegen der Weichheit der Körperoberfläche und ihrer Anhänge ungemein schonungsbedürftig und allen Schädigungen besonders den Angriffen ihrer Feinde ausgesetzt, weshalb sie sich im Verborgenen halten, bis der Chitinpanzer erhärtet und sie wieder zu dem vollen Gebrauch ihrer Gliedmaßen gelangen, worauf sie

ihre Zurückgezogenheit aufgeben und das frühere Leben wieder aufnehmen.

Es läßt sich denken, daß bei einem so weitgehenden Erneuerungsprozeß, wie ihn die Häutung darstellt, Körperanhänge des Arthropodenkörpers gänzlich entfernt und neugebildet werden. Das ist gelegentlich angegeben worden, so von den Cirren der Balaniden, die abgeworfen und ersetzt werden sollen, und von den Saugborsten der Cocciden, die (nach Dreyfus) bei der Häutung neu gebildet werden sollen (Przibram 1909), doch bedürfen diese Angaben wohl einer Nachprüfung.

3. Der Ersatz freiwillig abgeworfener Körperteile

Das Abwerfen von Körperteilen und die Art ihres Ersatzes gehört größtenteils in das Gebiet der reparativen Regeneration und wird dort zu behandeln sein, insoweit es nicht einer besonderen Betrachtungsweise unterliegt (Kap. 5 und 7). Dies betrifft z. B. die Neubildung des abgeworfenen Eidechsenschwanzes oder der Gliedmaßen bei den Arthropoden. Die letztere steht auch in gewissen Beziehungen zu dem im vorhergehenden Abschnitt behandelten Häutungsvorgang, indem die Ausführung und Vollendung der Regeneration durch ihn befördert wird (Kap. 5 S. 149ff.). Ein solches Abwerfen von Teilen des Körpers und der Ersatz von der Wundstelle aus kommt auch bei den Weichtieren vor, besonders am Fuß der Schnecken (S. 146ff.), aber auch andere Körperteile, wie die Rückenanhänge der Aeolidier oder die Arme der Cephalopoden, werden freiwillig abgeworfen. Das gilt auch für die in großer Zahl neben dem Mundkegel stehenden Tentakel der sog. Röhrenschnecken (*Dentalium*), die vorzugsweise der Nahrungszufuhr dienen, jedoch auch Sinnesfunktion haben dürften. Zum Teil (besonders die nach außen stehenden Tentakel) erscheinen sie als lange Fangfäden; andere sind kürzer und viele von ihnen stellen nur kurze Papillen dar. Die letzteren sind offenbar Ersatzbildungen für verlorengegangene Tentakel, denn diese können einzeln oder zu mehreren abgeworfen werden, wie schon von Lacaze-Duthiers (1856) angegeben und von anderen Beobachtern bestätigt wurde. Die Tentakelknospen wachsen, so daß zwischen ihnen und den langen Tentakeln alle Übergänge vorhanden sind (Plate). Der Ersatz wird also in diesem Falle nicht durch einen Reparationsprozeß, sondern durch die Anlage neuer Teile völlig unabhängig von der Wundstelle bewirkt.

4. Borsten- und Zahnersatz bei Anneliden, Mollusken und Wirbeltieren

Ein Verlust kutikularer Teile durch den Gebrauch und vollständiger Ersatz infolge von Neubildungen findet bei dem Borsten-

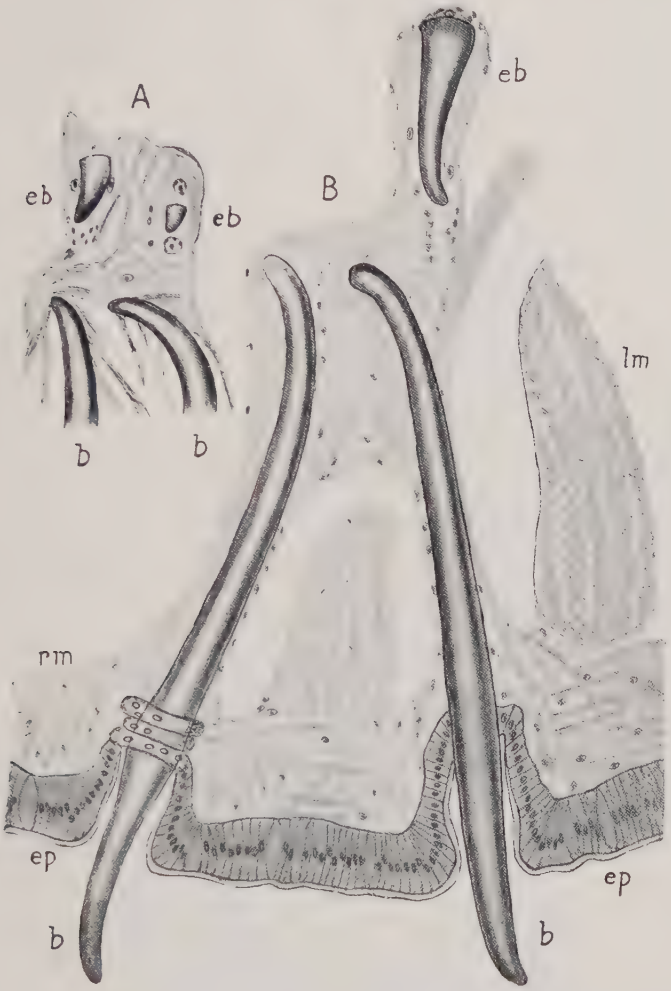


Fig. 78. *A* und *B* Teile von Querschnitten eines Regenwurms (*Lumbricus terrestris L.*) mit den Borsten (*b*) und Ersatzborsten (*eb*); in *A* nur das innere Ende der Hauptborsten (*b*) dargestellt, die Ersatzborsten (*eb*) noch klein, in *B* größer; *ep* Epithel des Körpers, *lm* Längs-, *rm* Ringsmuskeln (nach Schepotieff)

apparat der Anneliden statt. Bei den Oligochaeten, wie auch bei anderen Anneliden, treten an den Borstentaschen der Hauptborsten noch kleinere Follikel mit Ersatzborsten auf, die anscheinend nicht immer

zur Ausbildung gelangen, aber andererseits sehr gut ausgebildete Ersatzborsten enthalten (Fig. 78), die nach dem Verbrauch der Hauptborsten an deren Stelle treten (Vejdovsky, Schepotieff). Neben den Hauptborsten von *Echiurus* ist nach Spengel sogar eine ganze Anzahl von Ersatzborsten vorhanden, von denen die erste bereits weit ausgebildet erscheint, wenn die Hauptborste noch in Tätigkeit ist. Die anderen sind noch in der Entwicklung begriffen (Fig. 79).

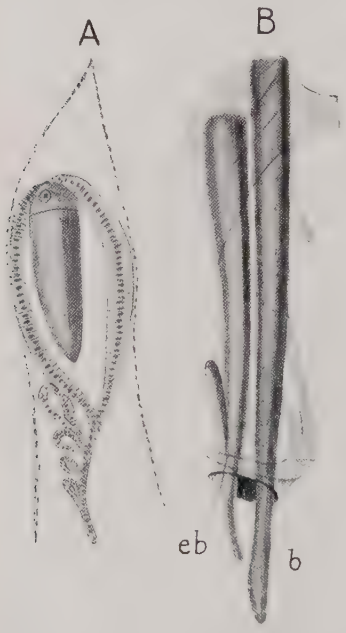


Fig. 79. Borsten und Ersatzborsten von *Echiurus* *A* Eine Bauchborste (*b*) mit zwei Ersatzborsten (*eb*), *B* jüngere Ersatzborsten in den Borstenfollikeln (nach J. W. Spengel)

Kutikulare Ausscheidungen, die verbraucht und durch Neubildungen ersetzt werden, sind gewisse Zahnbildungen der Anneliden, bei denen man direkt von einem Zahnwechsel spricht (Heider 1923). Erläutert wird dies durch das Verhalten eines Vertreters aus der Familie der Euniciden (*Staurocephalus*), bei dem sich in jeder Oberkieferhälfte zwei Reihen zahnartiger Chitinstücke befinden (Fig. 80). Neben der inneren Reihe liegt noch eine dritte, sich streckenweise verdoppelnde Reihe (Fig. 80 *e*). Das sind kleinere, erst im Entstehen befindliche Zähne, die zum Ersatz der ausgebildeten Zähne dienen, wenn diese abgebraucht sind. Gebildet werden sie in einer Art Zahnsäckchen, die unter den Hauptzähnen liegen und durch Einfaltung des Mundepithels entstehen (Fig. 81). Mit dem Verbrauch der vorderen Zähne rücken die hinteren nach und an deren Stelle treten schließlich die Ersatzzähne.

Der Vorgang zeigt eine gewisse Übereinstimmung mit der Zahnbildung an der Reibplatte (Radula) der Mollusken und ist auch damit von Pelseneer und Heider verglichen worden. Die Radula besteht aus Längs- und Querreihen von Zähnchen, die einer Basalmembran aufsitzen (Fig. 82) und am blinden Ende der Zungentasche gebildet werden. Hier befindet sich im Epithel eine Anzahl besonders umfangreicher Zellen, die Odontoblasten, welche die Zähne in der Hauptsache zu bilden haben (Fig. 82 und 83). Wenn die

Bildung eines Zahnes beendigt ist, folgt der nächste und so werden von hinten her immer neue Zähne geliefert, während die fertigen vorrücken, um am Vorderende der Reibplatte verwendet und verbraucht zu werden. Der Ersatz erfolgt also von hinten her in ähnlicher Weise, wie es die Anneliden zeigten (Fig. 82 *A*).

Ein Ersatz der Zähne kommt bekanntlich auch den Wirbeltieren zu, aber natürlich müssen die Bildungsvorgänge bei ihnen schon deshalb ganz andere sein, weil die Zähne in völlig abweichender Weise entstehen. Bei Anneliden, Arthropoden und Mollusken haben wir reine Cuticularbildungen vor uns; bei den Wirbeltieren handelt es sich um die Beteiligung eines sehr umfangreichen, der Epidermis und Cutis entstammenden Zellenmaterials und zwar ist dies in entsprechend höherem Maße der Fall, je weiter man in der Wirbeltierreihe emporsteigt. Hier ist der Ersatz auch nur noch ein recht beschränkter, denn die Säugetiere haben nur einen einmaligen Zahn-

Fig. 80 *Staurocephalus rubrovittatus*, linke Oberkieferhälfte, *a* äußere, *i* innere Zahnreihe, *e* Ersatzzahnreihe (nach Ehlers)

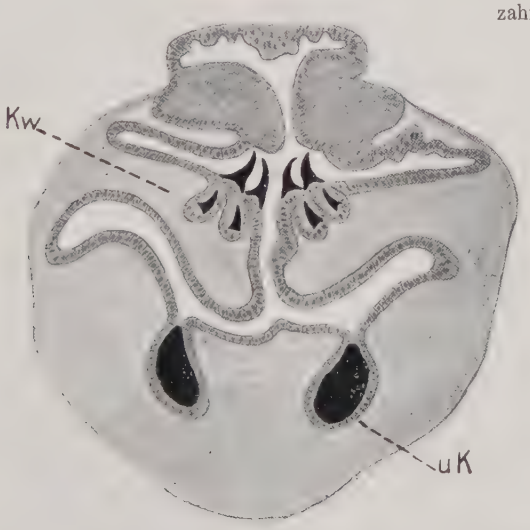


Fig. 81. *Staurocephalus Rudolphi*, Querschnitt durch den Pharynx; auf dem Kieferwulst (*kw*) je ein Paar Zähne der beiderseitigen äußeren und inneren Zahnreihe, darunter die entsprechenden Ersatzzähne in den Zahntaschen, *uk* Unterkiefer (nach K. Heider)

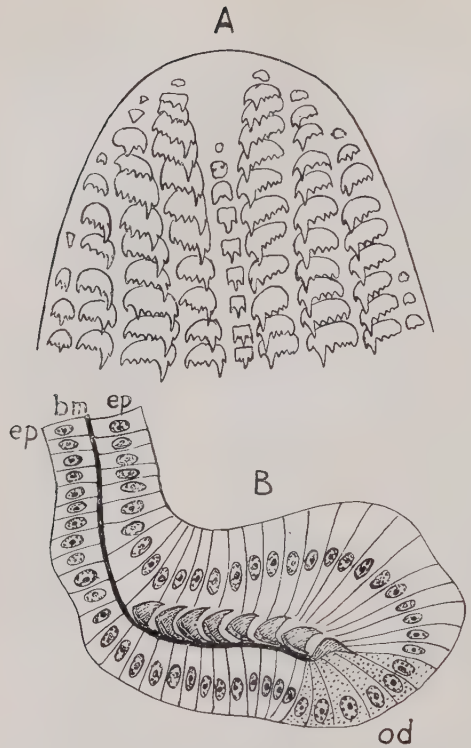


Fig. 82. *A* Anfangsteil der jungen Radula von *Helix nemoralis* mit wenig und besser ausgebildeten Zähnen der Mittelreihe und der Seitenreihen, *B* Längsschnitt der jungen Radulatasche der Tellerschnecke (*Planorbis corneus*), *bm* Basalmembran, *ep* Zungentaschenepithel, *od* Odontoblasten (nach H. Schnabel)

wechsel, indem das Milchgebiß durch die bleibenden Zähne verdrängt wird, aber auch darauf kann verzichtet werden, so daß die zuerst gebildeten die bleibenden Zähne sind, wie dies für die meisten Beuteltiere gilt. Uberhaupt pflegen nicht alle Zähne gewechselt zu werden, nämlich die erst später durchbrechenden hinteren Backzähne (Molaren) nicht, während die Prämolaren, Eck- und Schneidezähne dem Zahnwechsel unterliegen. Andererseits kann selbst bei den Säugetieren die Ersatz- uud Bildungsfähigkeit noch eine ziemlich weitgehende sein, indem bei den Delphinen und Sirenen (*Manatus*) vom Hinterende der Zahnleiste lange Zeit eine Neubildung von Backzähnen erfolgt,

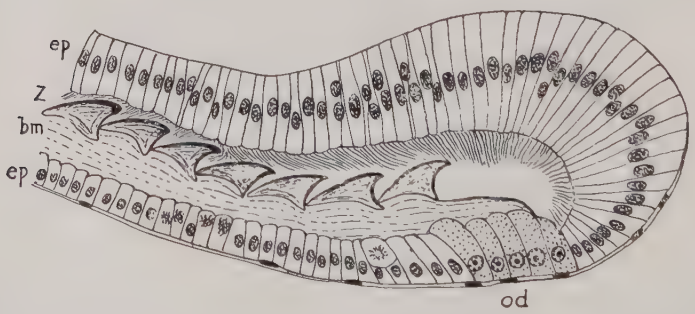


Fig. 83. Längsschnitt durch das blinde Ende der Radulatasche der Ackerschnecke (*Limax agrestis*), *ep* Zungentaschenepithel, *z* Zähne, *bm* Basalmembran (nach J. Spek)

wodurch deren Zahl erheblich vergrößert wird, obwohl die vorderen ausfallen und durch die nachrückenden hinteren Zähne ersetzt werden können.

Noch weitergehend und ziemlich unbegrenzt kann der Zahnwechsel bei den Reptilien sein, doch kann er auch bei ihnen wie beim Chamäleon schon unterdrückt werden. Andere Reptilien haben

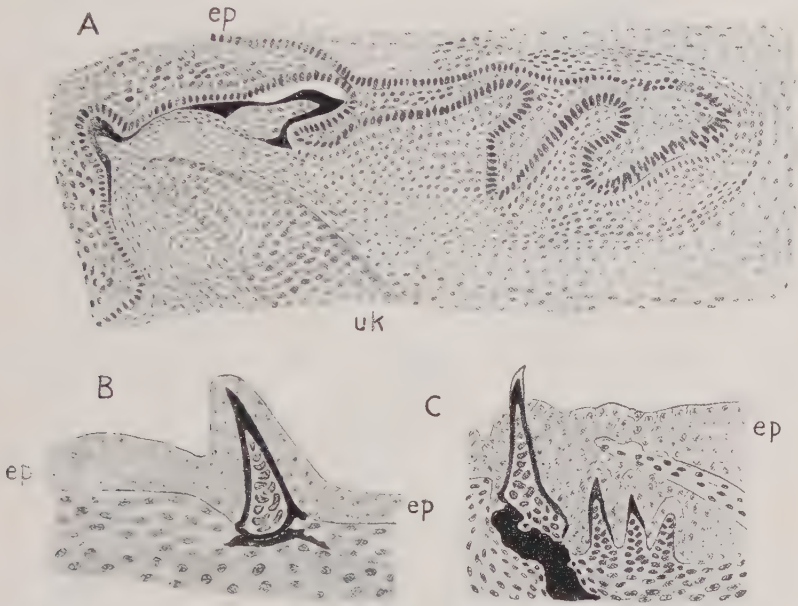


Fig. 84. *A* Teil des Kieferlängsschnittes eines Haifischembryos zur Erläuterung der Zahnentwicklung, links die erste, dann die zweite Zahnanlage usw., *ep* Kieferepithel, *uk* Unterkiefer; *B* Zwischenkieferschnitt eines Hechtembryos mit einem jungen Zahn, schwarz das Zahnbein, unter dem Kieferepithel (*ep*) Bindegewebe und Knorpel, *C* Querschnitt des Unterkiefers eines jungen Molches mit den Zahnanlagen im Mundepithel; der älteste Zahn im Begriff durchzubrechen (nach Laaser, Friedmann und Rise aus Kükenthal)

einen wiederholten Zahnwechsel. Die Zähne können an der Zahnleiste immer neu gebildet werden, aber auch direkt vom Kieferepithel her entstehen. Durch zeitlich verschiedenes Auftreten der Zahnanlagen wird der Zahnverlust und Ersatz so geregelt, daß trotz des Zahnwechsels ein dauernd brauchbares Gebiß vorhanden ist. Bei den Krokodilen wächst der Ersatzzahn von der Innenseite her in die Pulpa des alten Zahnes und verdrängt ihn in ähnlicher Weise, wie wir es von den Haaren und Federn kennen lernten.

Auch bei den Amphibien können die Ersatzzähne neben den fertigen Zähnen auftreten, doch kann auch durch dauernde Neubildung an einer Zahnleiste ein unbegrenzter Zahnersatz stattfinden, welche Einrichtung im hohen Maße für die Fische, besonders für die Selachier gilt, bei denen die Zähne als einfache Mundhautverknöcherung im Sinn der Plakoidschuppen der Körperhaut aufzu-

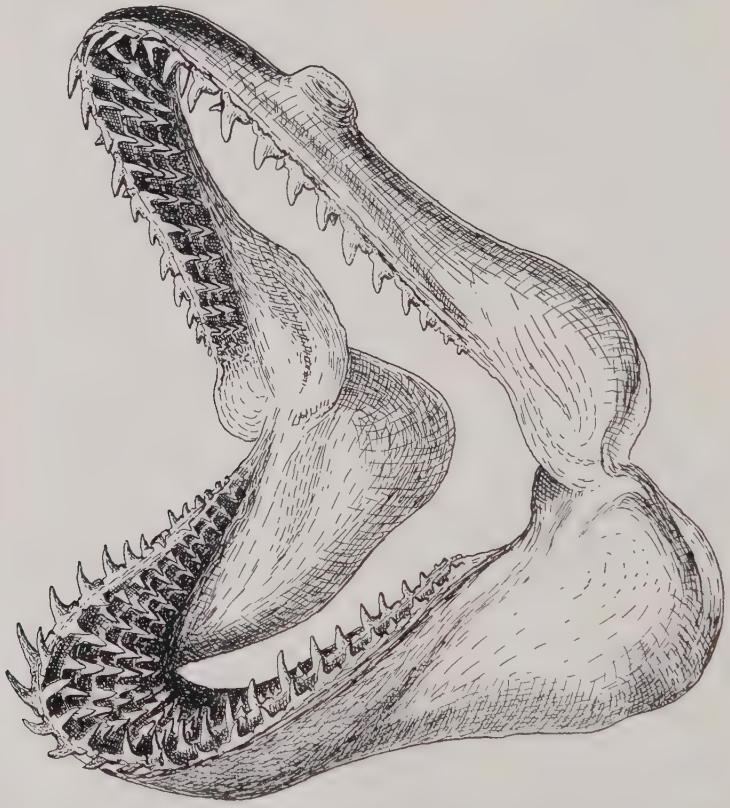


Fig. 85. Ober- und Unterkiefer des Blauhais *Carcharias glaucus*, mit den Zähnen und den dahinterliegenden zugehörigen Reihen der Ersatzzähne (Original)

fassen sind. Die Zähne werden, auch bei den Knochenfischen, da sie vielen Knochen der Mundhöhle aufsitzen, an ganz verschiedenen Gegenden ihrer Wand einfach durch Verdickung der Epidermis und Beteiligung einer Cutispapille gebildet (Fig. 84). Letztere liefert das Zahnbein (Dentin), während die Schmelzkappe vom Mundhöhlenepithel herrührt. So liegen die Zahnanlagen am Kiefer bzw. den sie tragenden Knochen hinter oder nebeneinander (Fig. 85). Der

fertige Zahn bricht durch das Mundepithel durch; ist er abgenutzt, so fällt er aus und wird durch den nachfolgenden ersetzt. Bei den Selachiern liegt neben dem ganz fertigen und in der Hauptsache tätigen Zahn (gegen die Innenseite des Kiefers) eine Anzahl bereits mehr oder weniger ausgebildeter Ersatzzähne (Fig. 85). Diese Vorgänge erinnern also durchaus an die Verhältnisse der mit Zähnen ausgestatteten Wirbellosen (Anneliden und Mollusken), wenn sie auch hinsichtlich der Zahnbildung in einer davon ganz abweichenden Weise verlaufen.

Immerhin, die Zähne im Vorderdarm der Anneliden, Arthropoden und Mollusken, der als Ectodermeinsenkung zustande kam, entstehen ganz so wie die Cuticularbildungen der Körperhaut. Bei manchen Selachiern (Rochen) erscheinen die Zähne als eine Fortsetzung der Plakoidschuppen in die Mundhöhle und gehen in diese direkt über. Bau und Entstehung beider Gebilde sind sehr übereinstimmend, so daß man die Zähne als von außen her in die Mundhöhle verlagerte Plakoidschuppen ansieht, die hier in den Dienst der Nahrungsaufnahme traten und dementsprechend zumal in der Wirbeltierreihe aufsteigend eine Veränderung ihrer Gestalt und Struktur erfuhren. Auch ihre Ersatzfähigkeit wurde dabei in gewisser Weise eingeschränkt.

5. Zellenersatz in Drüsen und anderen Organen

Hinfälligkeit und Ersatzfähigkeit gilt auch noch für andere Teile der Haut, die als äußere Bedeckung des Körpers Schädigungen besonders ausgesetzt ist. So ist anzunehmen, daß die in der Haut der Anneliden und Mollusken in großer Zahl vorhandenen ein- und mehrzelligen Drüsen, die zum Teil eine sehr starke Sekretionstätigkeit entfalten, einer Abnutzung unterliegen und ersetzt werden müssen. Zum Teil handelt es sich dabei um einzellige Drüsen, die noch wenig von den umgebenden Epithelzellen verschieden sind und gewiß von diesen her Ersatz finden, wenn sie erschöpft sind. Im Körperepithel, Mantel und Fuß der Schnecken sind solche noch verhältnismäßig wenig differenzierte und andere Drüsenzellen in Menge vertreten, die schon weit drüsenartiger und stark mit Sekret angefüllt sind (Fig. 86 *A*). Die Drüsenzellen erstrecken sich sodann unter das Epithel in die Bindegewebsschicht, um hier zu den langen schlauch- oder sackförmigen Schleim-, Eiweiß- und Kalkdrüsen auszuwachsen (Fig. 86 *B*—*D*). Diese noch immer einzelligen Drüsenschläuche sind dicht mit Sekret erfüllt, das sie wie vorher an die

Körperoberfläche entleeren, mit der sie dauernd in Verbindung bleiben (Fig. 86). Es können aber auch mehrere Drüsenzellen nach innen versenkt werden, wie man es in ähnlicher Weise von den Arthropoden kennt (Fig. 77 S. 108).

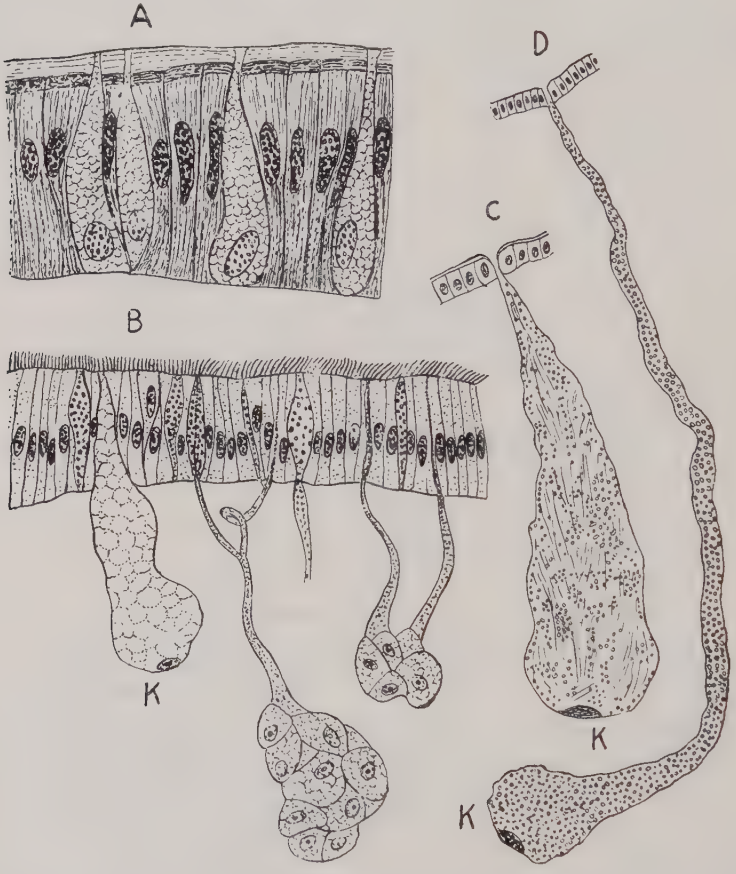


Fig. 86. *A* Drüsenzellen im Epithel des Kopfrückens von *Cyclostoma elegans*, *B* Epithel mit einzelligen und mehrzelligen (Packet-)Drüsen aus der Sohle von *Amphipeplea glutinosa*; die Ausführgänge dringen durch das Epithel bis zur Oberfläche, *C* Manteldrüse vom Mantelwulst der *Helix pomatia*, *D* Eiweißdrüsen ebenfalls vom Mantelwulst der Weinbergsschnecke mit der Ausmündung im Epithel, *K* Kern der Drüsenzelle (nach A. Herfs 1922 und R. Zell 1924)

Da diese von Sekret dichterfüllten Drüsen eine ungemein starke Tätigkeit in der Produktion von Schleim, Kalk oder anderen Substanzen entfalten, so ist ihr Verbrauch und der Ersatz durch andere Zellen sehr wahrscheinlich. Überdies ist auch bei den Schnecken von einem Häutungsprozeß die Rede, von dem diese

Elemente der Haut mit betroffen werden dürften. Ähnliches gilt gewiß für die niederen Wirbeltiere, Fische und Amphibien, in deren Haut Becherzellen und andere einzellige, sowie mehrzellige Drüsen eine große Verbreitung haben und ebenfalls eine andauernd starke Tätigkeit zeigen. Innerhalb dieser Drüsen selbst erfolgt eine Neubildung der sehr umfangreich gewordenen Zellen, wenn sie durch die starke Sekretionstätigkeit erschöpft und abgenutzt sind, von einer Gruppe jugendlicher Reservezellen aus, indem diese sich durch Teilung vermehren und zu den eigentlichen Drüsenzellen heranwachsen (Fig. 87 *A* und *B*).

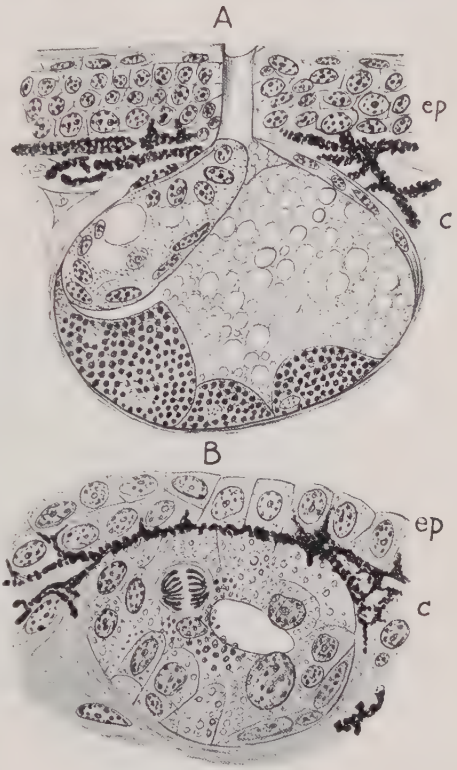


Fig. 87. *A* Hautdrüsen von *Triton alpestris* mit dem Ausführgang, links die Regenerationsknospe mit den jungen Zellen, rechts die weiter ausgebildeten und funktionierenden Drüsenzellen; *B* Drüse mit älteren und jüngeren Zellen, eine davon in Teilung; *ep* Epidermis, *c* Cutis mit Pigmentzellen (nach Vollmer)

Ebenso wissen wir von den Talgdrüssen an den Haarbälgen der Säugetiere, daß die Sekretproduktion in ihnen eine ganz bedeutende Steigerung erfährt und zur fettigen Degeneration der Darmzellen führt (Fig. 88). Cytoplasma und Kern unterliegen dieser Umwandlung, so daß die Zellen zerfallen und dem Drüsensekret beigefügt werden. Ihr Ersatz geht von den zunächst noch kleinen Zellen des Wandbelags aus (Fig. 88), wie dies auch bei anderen Drüsen der Fall ist, deren Zellen teilweise zu Grunde gehen und bei denen teilungsfähige Zellen übrig bleiben, um die Neubildung der abgenützten Elemente zu übernehmen.

Periodisch arbeitende Drüsen, wie die Milchdrüsen der Säugetiere, zeigen am Ende der Funktionsperiode einen Zerfall der Drüsen-

zellen, die durch Leucocyten entfernt werden. Dadurch geht das zur Zeit seiner Haupttätigkeit sehr umfangreiche Organ stark zurück, um vor der erneuten Funktionsaufnahme eine bedeutende Erneuerung des Drüsenapparates unter Vermehrung und Ausbildung der Drüsenzellen aufzuweisen. Es muß also eine Neubildung von Zellen in weitem Umfang stattfinden, wie das sicher für Drüsen

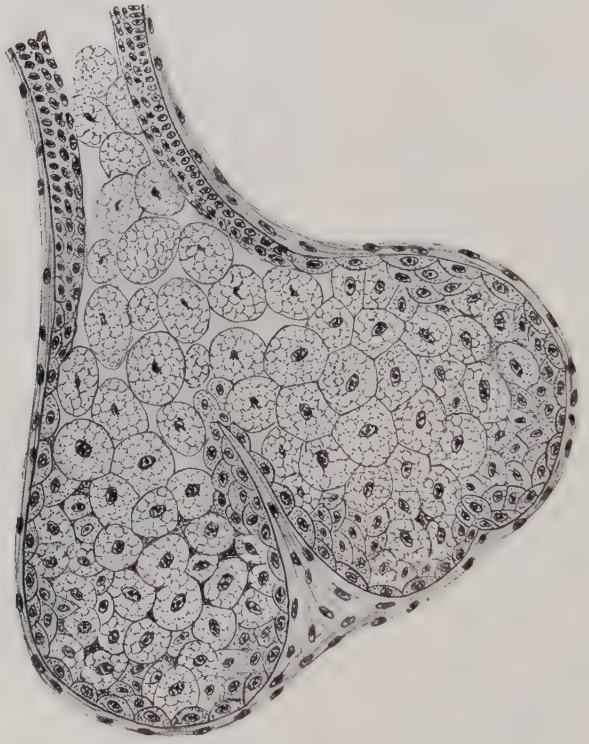


Fig. 88. Talgdrüse der menschlichen Haut mit dem Wandbelag der Bildungszellen (Drüsenepithel) und den funktionierenden, in Umwandlung begriffenen Drüsenzellen, umgeben von Bindegewebefasern und Kernen (Original)

und drüsenartige Organe bei den verschiedenartigsten Tieren gilt. Genauer bekannt geworden sind diese Vorgänge besonders von den Drüsen und Epithelien des Darmkanals und seiner Anhangsorgane. In den schlauchförmigen Drüsen des Mitteldarmes der Wirbeltiere liegen am blinden Ende jugendliche Zellen, in denen Mitosen auftreten, die auch in den angrenzenden Abschnitten noch zu finden sind, dagegen nach der Mündung des Schlauches hin immer seltener

werden, um schließlich ganz zu verschwinden (Bizzozero). Die am Grund des Darmschlauchs befindlichen jungen Zellen (Fig. 89 *A*) werden allmählich gegen die Mündung hin verschoben und gehen zu ihrer Tätigkeit über, worauf sie ihrerseits durch nachdringende Zellen ersetzt werden.

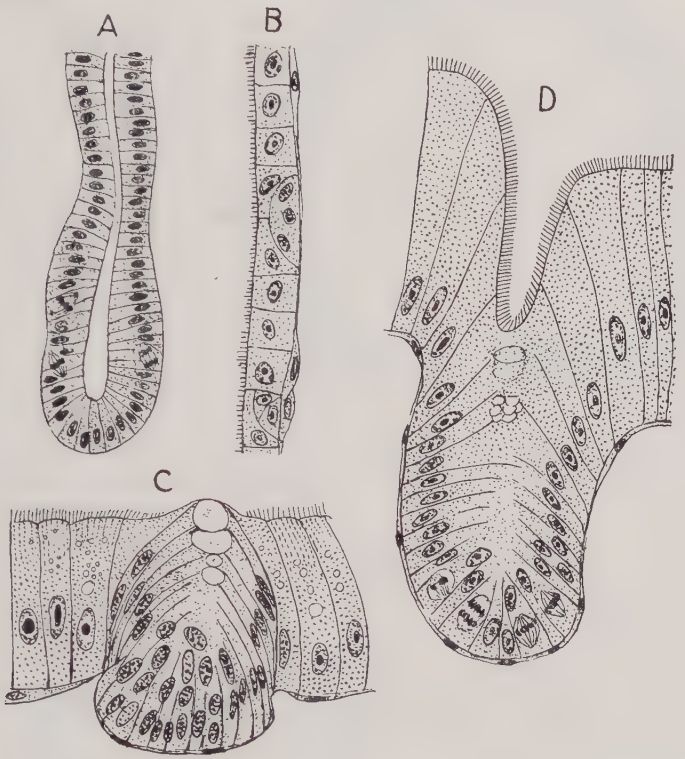


Fig. 89. *A* Dünndarmkrypte (Ileum des Menschen) mit einigen Mitosen im Epithel, *B—D* Querschnitte des Mitteldarms der *Dytiscus*larve, *B* von der jungen Larve, mit Kryptenanlage, *C* nach der Häutung, mit Krypte, *D* aus dem zweiten Larvenstadium. mit gut ausgebildeter Krypte, darin Mitosen (nach Rungius)

Derartige Vorgänge sind wahrscheinlich weit verbreitet. In der Mitteldarmdrüse der Mollusken, so in der „Leber“ der Cephalopoden liegen zwischen den großen, mit zahlreichen Einschlüssen erfüllten funktionierenden Zellen kleine, nicht selten in Mitose befindliche Zellen, die als „Ersatzzellen“ der anderen angesprochen werden. Ungemein charakteristisch dafür ist der Mitteldarm der Insekten, in welchem Anhäufungen indifferenter Zellen am Grunde

schlauchförmiger Einsenkungen ganz ähnlich den Krypten des Wirbeltierdarms sehr häufig sind (Fig. 89 *B*) oder solche Gruppen von Ersatz- oder Bildungszellen sich zwischen den Darmepithelzellen finden (Fig. 89). Werden diese Zellgruppen umfangreicher, so wölben sie sich nach außen vor und finden sich schließlich am Grunde von soliden oder schlauchförmigen Ausstülpungen der Darmwand (Fig. 89 und 90), so daß die dadurch entstehenden Bilder denen der Wirbeltiere gleichen (Bizzozero, Frenzel, Deegener, Rungius u. a.).

Fig. 90. Querschnitt des Mitteldarms der *Dytiscus*-larve mit Krypten und der umgebenden Muskularis (nach Rungius)

Wie bei den Epithelzellen der Haut- und Drüsenorgane ist der Untergang und Ersatz von Zellen beim Blut der Wirbeltiere und besonders bei ihren roten Blutkörperchen recht einleuchtend. Diese in so ungeheurer Menge in den Blutgefäßen enthaltenen Zellen sind bei den Säugetieren schon deshalb von vornherein für den Untergang bestimmt, weil sie den Zellkern verloren haben. Während die roten Blutkörperchen der übrigen Wirbeltiere wie alle anderen Zellen einen Kern besitzen (Fig. 91 *A*—*C*), wird er bei denjenigen der Säugetiere zurückgebildet (Fig. 91 *D*—*G*). Diese Erythrocyten zeigen also eine weitgehende Spezialisierung, die ihnen die weitere Vermehrung nicht mehr gestattet und sie überhaupt für eine dauernde Lebensfristung ungeeignet erscheinen läßt. Vermutlich ist ihnen nur die kurze Lebens-

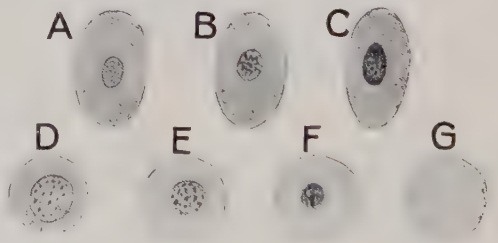


Fig. 91. *A*—*C* Rote Blutkörperchen von Frosch, Schildkröte und Taube, *D*—*G* in Ausbildung begriffene rote Blutzellen des Kaninchens mit schwindendem Zellkern

dauer von einigen Wochen beschieden, worauf sie in Menge zugrunde gehen und durch Neubildung von Blutzellen in den blutbildenden Organen (Leber, Milz, Knochenmark) ersetzt werden.

6. Beziehungen zwischen physiologischer, reparativer Regeneration und Wachstumsvorgängen

Neubildung von Zellen zum Ersatz verbrauchten Zellenmaterials findet auch in anderen Organen zumal bei lange lebenden Tieren statt. Die physiologische Regeneration berührt sich hier mit bloßen Wachstumsvorgängen. Der Verbrauch und Ersatz von Zellen erfolgt meistens ganz allmählich, so daß er im Gegensatz zu der eigentlichen physiologischen Regeneration wenig bemerkbar wird, aber es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß diese Vorgänge ineinander übergehen. Selbst auf die mit Vorliebe zur Erläuterung der physiologischen Regeneration benutzten Beispiele trifft dies zu; so stoßen die Schlangen ihre Haut im Zusammenhang ab, bei anderen Reptilien wird sie stückweise abgeworfen und bei den Säugetieren sind es unzählige kleine Schüppchen, die sich von den darunterliegenden Schichten ablösen. Bei niederen Wirbeltieren, deren Oberhautzellen bis zu der äußersten Schicht frisch und kernhaltig bleiben, geschieht der Ersatz überhaupt ganz allmählich und unmerkbar. Ähnlich verhält es sich mit dem Haar- und Federwechsel der Säugetiere und Vögel, der ein ziemlich plötzlicher und doch auch wieder allmählicher sein kann, so daß diese Epidermoidalgebilde einzeln ausfallen und verhältnismäßig wenig davon bemerkbar wird. Nicht unähnlich diesem Verhalten können bei den inneren Organen und Geweben einzelne Zellen und Zellenkomplexe im Lauf des Lebens dem Untergang verfallen und durch andere ersetzt werden. Übrigens liegen auch in dieser Beziehung die Verhältnisse sehr verschieden, nicht nur in den Organen selbst, sondern auch bei den einzelnen Tierformen. Außer Geweben, bei denen durch das ganze Leben hindurch Verlust und Ersatz von Zellen stattfindet, kennen wir solche, welche nur im jugendlichen Zustand oder gar nur während der eigentlichen Entwicklungszeit dazu imstande sind, bis schließlich die Neubildung von Zellen auf die Embryonalentwicklung beschränkt wird. Besonders manche Gewebsarten wie Muskeln und Nervengewebe erlangen eine sehr frühzeitige Differenzierung, die eine Zellvermehrung in ihnen nicht mehr gestattet. Gewisse Tiere, wie Rotatorien, Tardigraden, Acanthocephalen und andere, zeigen in einigen Organen oder im ganzen Körper eine Konstanz der Zellenzahl, die

bereits am Schluß der Embryonalentwicklung feststeht, so daß weitere Zellteilungen nicht stattfinden und somit ein Zellenersatz ausgeschlossen ist. Diese von Bizzozero, Morgan, Martius, Goldschmidt und vielen anderen Autoren diskutierten Fragen können hier nicht näher besprochen werden, weshalb auf ihre Behandlung an anderer Stelle verwiesen sei (Korschelt 1924).

Wiederholt ist auch die Frage aufgeworfen worden, ob und inwiefern die physiologische und reparative Regeneration Beziehungen zu einander hätten und von einander abhängig seien (Weismann, Barfurth, Th. Morgan u. a.). Tieren, die sich auf ungeschlechtlichem Weg vermehren und sie finden sich von den niedersten bis zu sehr hochstehenden Abteilungen des Tierreichs, pflegt gleichzeitig die Fähigkeit physiologischer und reparativer Regeneration eigen zu sein. Das gilt auch für die Protozoen, wovon wir uns vorher überzeugten (Kap. 1 S. 27 ff.). Das Durchtrennen des Körpers bei der Teilung, in diesem Fall der Zelle, ist mit Reparationsprozessen verbunden, andererseits veranlaßt derselbe Vorgang das Auftreten neuer Teile ganz unabhängig von jeder Verletzung, wie die Neubildung des Peristoms, des Wimperapparates usw. Außerdem haben die Protozoen in hohem Maß die Fähigkeit, nach Verletzung die verlorengegangenen Teile zu ersetzen, so daß aus minimalen Stücken das ganze wiederhergestellt werden kann. Den einzelligen Tieren kommt also in gleichem Maße sowohl die physiologische wie die reparative Regeneration zu; beide Erscheinungen treten somit sehr früh im Organismenreich auf und sie finden sich in ganz ähnlicher Weise bei den niederen wie bei den höheren Metazoen.

Von Polypen können Teile des Körpers abgeworfen oder zurückgebildet werden und wie ungemein reparationsfähig diese Tiere sind, wissen wir. Bei der Paratomie sowohl der Turbellarien wie Anneliden treten die den neuen Kopf andeutenden Organe (Augen, Mundöffnung Fühler usw.) gänzlich unabhängig von Verletzungen am Körper des sich zur Teilung vorbereitenden Tieres auf (Fig. 137) und auch von diesen Tieren kennen wir das stark ausgebildete Reparationsvermögen.

Physiologische und reparative Regeneration nebeneinander trifft man auch bei höher differenzierten Tieren wie bei den Arthropoden an, deren Fähigkeit nach der ersteren Richtung schon vorher besprochen wurde und von denen wir diejenige des Ersatzes verlorener Körperteile, wie Gliedmaßen und anderes, noch kennen lernen werden. Bei den Mollusken allerdings tritt die Reparationsfähigkeit sehr zu-

rück und anscheinend ist auch die eigentliche physiologische Regeneration nicht stark ausgebildet, abgesehen von einzelnen allerdings stetig wiederkehrenden Ersatzbildungen wie denjenigen am Vorderdarm. Dagegen finden wir beide wieder bei den niederen Wirbeltieren, unter denen besonders den Amphibien ein weitgehendes physiologisches und reparatives Regenerationsvermögen zukommt. Zwar ist letzteres auch noch bei den Reptilien bis zu einem gewissen Grade vorhanden, tritt aber bei den höheren Wirbeltieren sehr zurück. In Form der Wundheilung und der dabei nötigen Ersatzbildungen wird sie auch von ihnen bewahrt; die physiologische Regeneration aber ist ihnen dringend notwendig, bleibt also in recht weitem Umfang bestehen; das sind eben Vorgänge, welche in die am Körper andauernd stattfindenden Ersatz- und Neubildungsprozesse übergehen und mit den allgemeinen Wachstumserscheinungen zusammenhängen, wie schon vorher gezeigt wurde. Aus diesen sind sie sicher hervorgegangen, haben sich also im engen Zusammenhang mit den elementaren physiologischen Verrichtungen des Körpers herausgebildet und die besonderen Formen angenommen, die sie jetzt zeigen. Insofern in Verbindung mit den Wachstumsvorgängen ein Ersatz verbrauchter Teile des Körpers auch bei den niedersten tierischen Organismen dauernd stattfand, konnte er leicht auch auf die mehr gelegentlichen Verluste erstreckt werden, wie sie durch äußere Einflüsse entstanden, zumal wenn es sich um geringere Substanzverluste handelte. Daraus konnte sich dann die Fähigkeit zur reparativen Regeneration entwickeln und auf dieser gemeinsamen Grundlage läßt sich ein Zusammenhang zwischen der physiologischen und reparativen Regeneration feststellen. Will man sie so aufeinander zurückführen, wird kaum etwas dagegen einzuwenden sein.

5. Kapitel

Verbreitung und Vollzug der Regeneration

Die weite Verbreitung der Regenerationserscheinungen von den niedersten bis zu den höchst stehenden Tieren ergab sich bereits aus den vorhergehenden Betrachtungen. Sowohl als physiologische wie reparative Regeneration lernten wir sie ebenso bei den Einzelligen wie bei den Vielzelligen bis hinauf zu den Säugetieren und dem Menschen kennen. Die physiologische Regeneration wurde bereits im vorhergehenden Abschnitt eingehender behandelt; mit ihr brauchen wir uns also nicht weiter zu beschäftigen. Erwähnt sei nur, daß sie auch den höchsten Tierformen unentbehrlich ist und eine wichtige Rolle bei ihnen spielt, während die reparative Regeneration gegenüber dem Verhalten der niederen Tiere stark zurücktritt.

1. Reparationsvorgänge am Körper der Wirbeltiere

Wird am Körper des Menschen oder eines Säugetiers eine Verletzung hervorgerufen und geht dabei Material verloren, so sucht der Organismus den Verlust zu ersetzen und den Schaden nach Möglichkeit zu reparieren. In weitem Umfang ist das freilich nicht möglich. Zwar ist der Körper befähigt, die Wunde auszuheilen und die verloren gegangenen Teile der Haut mit den darunter liegenden Partien (Bindegewebe, Gefäße, Muskeln, Nerven usw.) bis zu einem gewissen, freilich nicht sehr weit gehendem Umfang neu zu bilden. Noch das meiste leistet darin der Schwanz einiger Nagetiere, bei dem an dem abgerissenen Teil das stehen gebliebene Wirbelbruchstück zu einem letzten Wirbel auswachsen und die Haut sich darüber zu einem ziemlich natürlichen Schwanzende ausbilden kann (Kap. 7). Aber einigermaßen erheblichere Teile, wie etwa Fingerglieder, Teile des Schädels oder sonstigen Knochengerüsts mit den sie umgebenden Muskeln, Gefäßen, Nerven usw. wiederherzustellen, ist er nicht in der Lage. Inwieweit die Reparation durchgeführt werden konnte oder (zumal bei größeren Wunden) nicht völlig gelungen ist, lassen die zurückbleibenden Narben erkennen.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Vögeln. Offenbar ist bei ihnen wie bei den Säugetieren die Körperdifferenzierung bereits eine so weit gehende, daß über den Bereich der Wundheilung hinausgehende Regenerationsvorgänge nicht mehr eintreten, denn die vielerwähnte Schnabelregeneratien betrifft in der Hauptsache die epidermoidale Region, in welcher ein Ersatz abgenutzter Teile durch bildungsfähige Zellen von vornherein vorgesehen ist (vgl. Kap. 4 S. 94ff.). Dementsprechend sind es die peripheren Teile die abgestoßen und ergänzt werden, doch sah man den Schnabel auch in weiterem Umfang, bei jungen Enten und Gänsen z. B. ziemlich von den Nasenlöchern an sich neu bilden. Umfangreiche Schnabelregenerationen wurden auch bei Hühnern, Störchen, Spechten und Papageien beobachtet, in welchen Fällen sogar die knöchernen Kieferpartien an der Regeneration beteiligt sind (Werber und Goldschmidt).

Im ganzen haben auch die Reptilien kein weitgehendes Regenerationsvermögen, denn die ebenfalls von Werber experimentell festgestellte Ergänzung der abgetragenen Kieferspitzen geht nicht viel darüber hinaus. Ein Anlauf zur Gliedmaßenregeneration scheint allerdings gemacht werden zu können, wie gelegentliche Beobachtungen zeigen (Kap. 16 Fig. 305). Immerhin besteht auch bei den Reptilien die Möglichkeit des Ersatzes eines beträchtlichen Körperteils, wie die Neubildung des abgebrochenen Eidechsenschwanzes beweist (Fig. 92 und 93), eine allbekannte und mit Vorliebe zur Erläuterung des Regenerationsvorgangs benutzte Erscheinung, die dadurch noch eindringlicher wird, daß sog. Bruchgelenke, d. h. durch geringere Widerstandsfähigkeit innerhalb der Schwanzwirbel ausgezeichnete Stellen und eine entsprechende Anordnung der Muskulatur, die Ablösung des Schwanzes an diesen Stellen erleichtern. Auf dieses mit der Autotomie zusammenhängende wiederholt und auch neuerdings wieder (durch Slotopolsky 1921, Woodland 1921, White 1925) eingehend untersuchte Verhalten wird noch zurückzukommen sein (Kap. 7).

Nach eingetretenem Wundverschluß und Neubildung von Gewebsmaterial, sowie mit dessen beginnender Differenzierung (ohne Beteiligung des Stumpfes White 1925) entsteht über der Wundfläche eine anfangs niedere, sich allmählich erhöhende kegelförmige Erhebung der sog. Regenerationskegel, der in Verbindung mit der zunehmenden Differenzierung in seinem Innern immer weiter auswächst, um schließlich die ungefähre Länge des abgeworfenen Schwanzes zu erreichen (Fig. 92 u. 93). Wenn er diesem äußerlich gleicht,

so unterscheidet er sich durch seinen inneren Bau darin, daß er anstatt der Wirbelsäule nur einen, von dem letzten stehengebliebenen Wirbel ausgehenden Knorpelstrang besitzt (Fig. 93 und 149 Kap. 7),

Fig. 92. Andeutung des Ersatzes des abgestoßenen Eidechsenschwanzes in den aufeinanderfolgenden Stadien der Regeneration

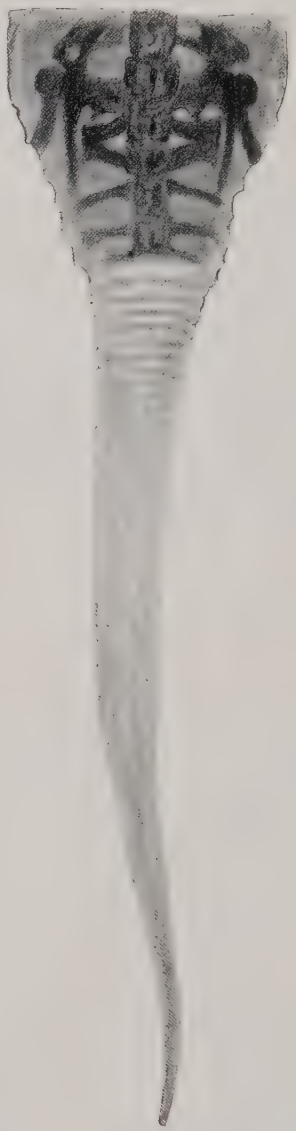


Fig. 93. Röntgenbild des fertig regenerierten Schwanzes der *Lacerta muralis*; Bruchstelle im Bereich des vierten Schwanzwirbels (nach Slotopolsky)

wie auch seine Muskel- und Nervenanordnung Abweichungen zeigt (Woodland 1911, Volante 1923, White 1925). Dies gilt ebenfalls für die Beschuppung, die insofern bemerkenswert ist, als sie mit derjenigen phylogenetisch älterer Formen übereinstimmen und spätere Erwerbungen wie Kämme, Dornen, Schuppenkiele (nach Werner) nicht wiederholen soll.

Bedeutend weitergehend ist das Regenerationsvermögen der Amphibien und Fische, bei denen die Schwanzflosse mit Teilen der Wirbelsäule und zugehörigen Körperpartien, sowie Teile der Gliedmaßen oder diese selbst vom Körper abgetrennt und wieder neu gebildet werden können. Die Extremitätenregeneration der Salamander ist seit Spallanzanis berühmten Versuchen (1768) ebenfalls ein allbekanntes und besonders lehrreiches, zur Erläuterung dieser Vorgänge mit Vorliebe benutztes Beispiel (Fig. 102). Sowohl in ihren distalen wie proximalen Partien ist die Extremität ersatzfähig, kann also im Bereich der Hand oder des Fußes ebenso wie am Unter- und Oberarm (Unter- und Oberschenkel) bis zum Körperansatz abgetrennt und ergänzt werden. Der Versuch konnte von Spallanzani nicht weniger als sechsmal hintereinander mit Erfolg wiederholt werden, allerdings wurde dabei schon von den älteren Forschern (Bonnet 1777) die von den späteren Beobachtern bestätigte Wahrnehmung gemacht, daß den jüngeren Tieren ein weitgehenderes Regenerationsvermögen als den älteren zukommt.

Nach dem Entfernen der Extremität muß nach Möglichkeit ein weiterer Blutverlust, sowie die Infektion der Wunde und überhaupt die Schädigung durch äußere Einflüsse vermieden werden. Dazu ist es notwendig, die Wunde sobald als möglich nach außen abzuschließen. Dies kann durch Annähern der Wundränder, sowie dadurch geschehen, daß sich gerinnende Blutmassen und erhärtende Gewebsreste über die Wunde lagern und eine Art von Wundschorf bilden, wie das in ähnlicher, je nach der Organisation modifizierter Weise auch bei anderen Tieren beobachtet wird. Unter dem vorläufigen Wundverschluß beginnt dann der eigentliche Wundheilungsprozeß (Fig. 94—96). Durch das Vordrängen der Wundränder begünstigt, sucht sich die Epidermis teils durch Streckung ihrer Zellen, sodann infolge der Zellvermehrung über die Wundfläche vorzuschieben. So wird je nach dem Umfang der Wunde früher oder später die Bildung einer Epitheldecke über der Wundfläche und dadurch ein endgültiger Wundverschluß erzielt (Fig. 94—96). Die

darüber liegenden, nicht weiter verwendbaren Massen des ersten Wundverschlusses werden später abgestoßen.

Mit Absicht wurde diese kurze Kennzeichnung der Wundheilungsvorgänge etwas allgemeiner gehalten, als sie gerade für die

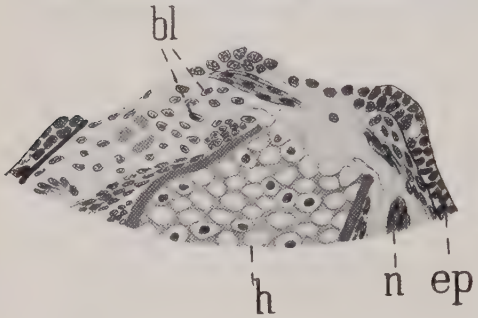


Fig. 94

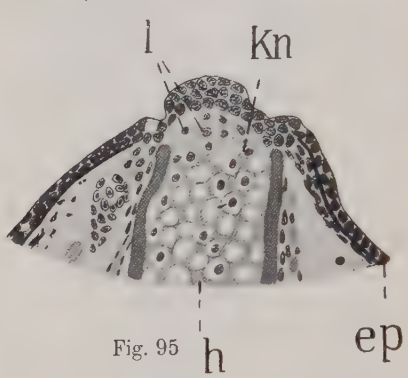


Fig. 95

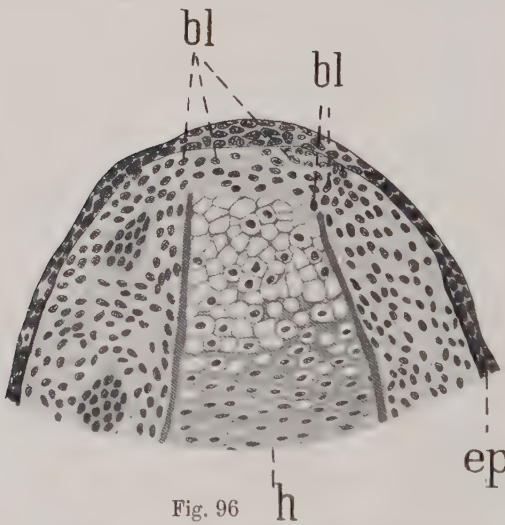


Fig. 96

Fig. 94—96. Wundheilung nach Amputation der Vordergliedmaße im Bereich des Oberarmes der Larve des Feuersalamanders: Fig. 94 $^1/_4$ Stunde, Fig. 95 12 Stunden, Fig. 96 8 Tage nach der Operation. Längsschnitte am Ende des Gliedmaßenstumpfes; *ep* Epidermis, *bl* Blastem-(Bildungs-)zellen, *h* Humerusstumpf, *kn* Knorpel, Leucocyten, *n* Nerv (nach C. Fritsch)

Ampbibien gilt, bei denen sich die Heilung der Wunde recht glatt und ohne erhebliche Schwierigkeiten zu vollziehen pflegt. Der vorläufige Wundverschluß ist hier ähnlich wie bei vielen wirbellosen Tieren ein verhältnißmäßig einfacher; fast unmittelbar nach erfolgter

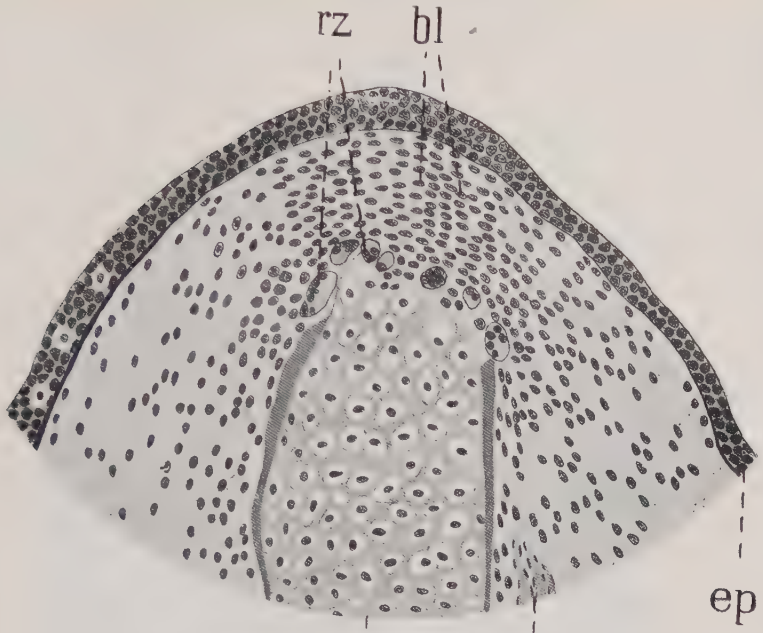


Fig. 97

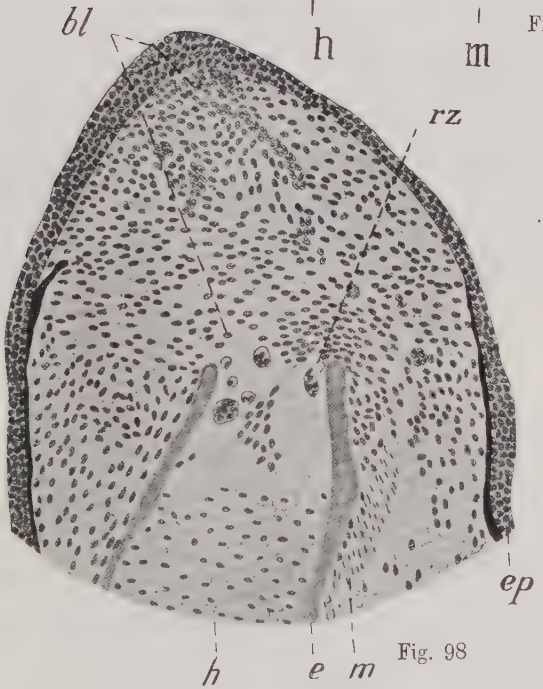


Fig. 98

Fig. 97—98. Wie Fig. 94—96 nach 9 und 14 Tagen; *c* Corticalis (Humerusrinde), *m* Muskulatur, *rz* Riesenzellen, das übrige wie Fig. 94—96 (nach C. Fritsch)

Amputation ist die Annäherung der Wundränder und das Verschieben des Epithels bemerkbar (Fig. 94). Schon nach Verlauf eines halben Tages ist der Epithelverschluß am Oberarmstumpf des Salamanders nicht nur hergestellt, sondern sogar recht weit fortgeschritten (Fig. 95) und zeigt in etwas späteren Stadien eine ziemlich regelmäßige Beschaffenheit, wenn auch die darunter gelegenen Partien noch keine sehr beträchtliche Veränderung erfuhren (Fig. 96).

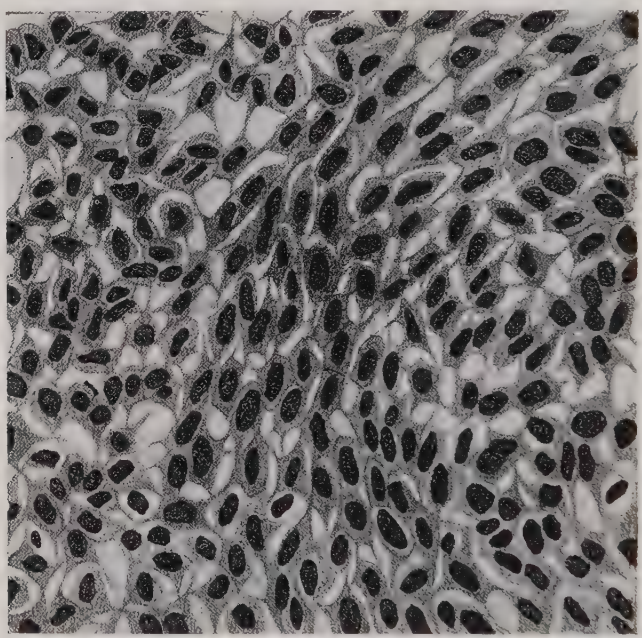


Fig. 99. Teil eines Schnittes durch die Regenerationsknospe der Axolotl-Extremität zur Erläuterung der (30 Tage nach der Operation) darin enthaltenen gleichartigen Zellenmasse (nach J. Schaxel)

Unter der Epitheldecke vollziehen sich dann die Um- und Neubildungsvorgänge, die zum Ersatz der übrigen verloren gegangenen Gewebe und Organe führen. Leukocyten treten in Menge auf, um in den Humerusstumpf einzudringen und die für die Neubildung nicht verwertbaren Teile einzuschmelzen, wobei auch ihre Vereinigung zur Bildung von Riesenzellen stattfindet (Fig. 97 und 98). Ein neues zellenreiches, sich immer weiter vermehrendes Bildungsgewebe tritt unter dem Epithel und in der Umgebung des Humerusstumpfes auf (Fig. 94—100). Es besteht zunächst aus ziemlich gleichartigen Zellen, deren Herkunft schwer zu bestimmen ist. In-

folge der starken Zunahme dieser Zellenmasse kommt es über der Wundfläche des Extremitätenstumpfes zur Bildung einer anfangs flachen, allmählich sich immer mehr erhebenden Erhöhung von konischer Form (Fig. 98—102), des sogenannten Regenerationskegels oder der Regenerationsknospe, die in ähnlicher Weise bei der Neubildung auch anderer Körperteile und bei ganz verschiedenen Tieren auftritt (Fig. 109, 120, 126—129).

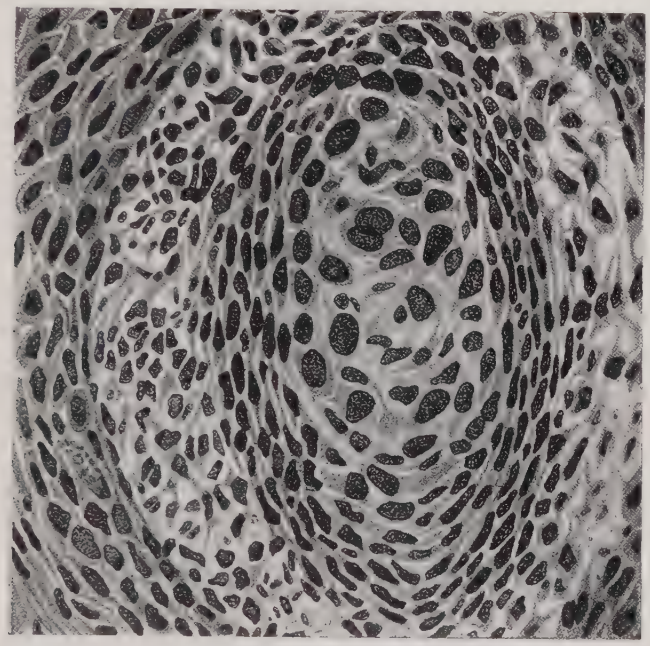


Fig. 100. Schnitt durch die sich weiter ausbildende Regenerationsknospe der Axolotl-Extremität zur Erläuterung der geweblichen Sonderung bei der Anlage eines Fingergliedes (nach J. Schaxel)

Die zunächst von der Masse der Bildungszellen erfüllte Erhebung erfährt mit fortschreitendem Wachstum die Differenzierungen, welche zur Ausbildung der Gewebe und Organe führen, d. h. Bindegewebe, Skeletteile, Muskulatur, Gefäße, Nerven usw. aus sich hervorgehen lassen (Fig. 102). In dem schon ziemlich hoch gewordenen Regenerationskegel tritt aus der umfangreichen Zellenmasse in der Fortsetzung des alten Humerusstumpfes (Fig. 101 *h*) der neue Knorpel hervor, während in jenem noch immer Einschmelzungsprozesse vor sich gehen. Man sieht aus der gemeinsamen Anlage die axialen Skeletteile hervortreten, die sich dann in die

fehlenden Teile des Oberarmknochens, des Unterarms, der Handwurzel- und Fingerknochen gliedern (Fig. 102). Die letzteren kommen ganz allmählich nacheinander zum Vorschein, wodurch die Anlage der Extremität in den einzelnen Stadien ihrer Ausbildung ein recht eigenartiges Gepräge erhält (Fig. 102 *A*).

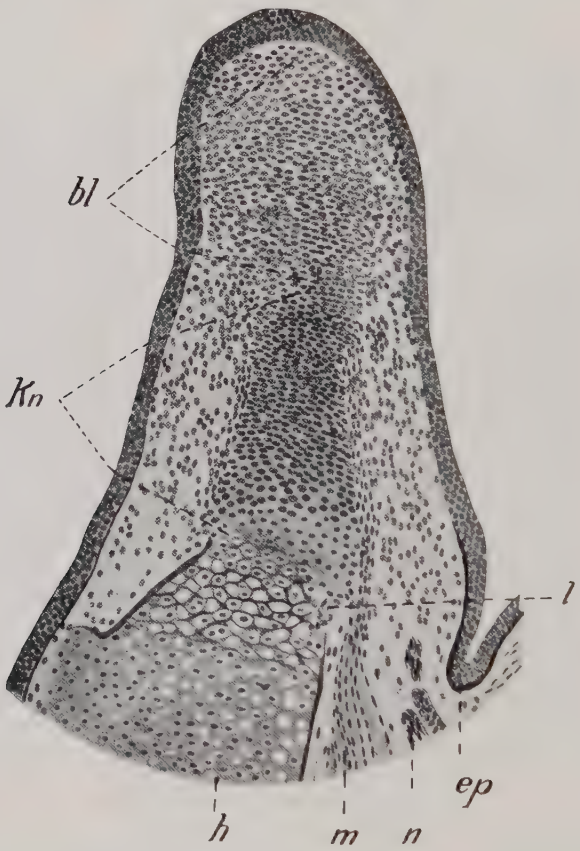


Fig. 101. Ältere Regenerationsknospe der am Oberarm amputierten Vordergliedmaße des Feuersalamanders mit der vom Humerusstumpf (*h*) ausgehenden Knorpelbildung (*kn*); in der Umgebung von ihm Bildungsgewebe (Blastem, *bl*), *ep* Epidermis, *l* Leucocyten, *m* Muskulatur, *n* Nerv (nach C. Fritsch)

Zuletzt kommt auf diesem Wege eine völlig normale Extremität zustande, was im Verlauf von etwa zwei Monaten geschehen kann. Dabei spielt allerdings der Umfang der entfernten Teile, die Jahreszeit und das Alter der operierten Tiere eine gewisse Rolle. Es macht natürlich einen Unterschied, ob nur Teile der Hand oder des

Unterarms oder die ganze Extremität entfernt wurde, was sogar mit Einschluß des Schultergürtels geschehen kann. Auch nach dessen Herausnahme vermag sich die ganze Extremität mit dem Schultergürtel neu zu bilden, wie das durch die von von C. Fritsch (1911) und später von O. Kurz, Schaxel (1921),

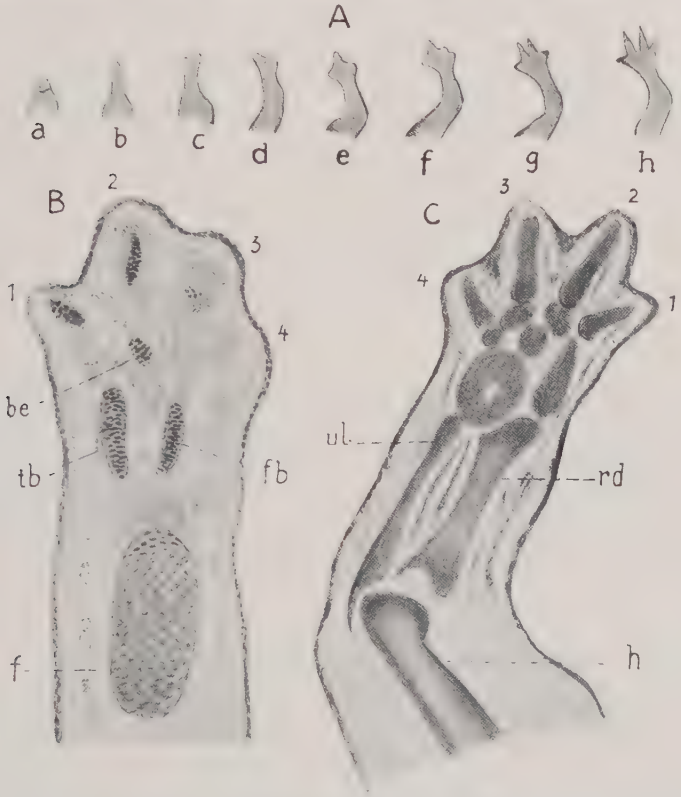


Fig. 102. Regeneration der Salamanderextremität (*Triton taeniatus*). *A* Die in Ausbildung begriffene Regenerationsknospe des rechten Armes (*a—h*), *B* die rechte Hintergliedmaße mit Differenzierung der Skeletteile, *C* weiter fortgeschrittenes Stadium der linken Vordergliedmaße; *1—4* die Phalangen, *b c* Basale commune, *f* Femur, *fb* Fibula, *h* Humerus, *rd* Radius, *tb* Tibia, *ul* Ulna (nach P. Fraisse)

P. Weiss (1922—25), Bischler und Guyénot (1923—25) an Urodelen ausgeführten Untersuchungen im Gegensatz zu den früheren Ergebnissen von Philippeaux und Wendelstadt erwiesen wurde, nach denen vollständig entfernte Knochen nicht wieder ersetzt werden konnten (vgl. hierzu Kap. 10 und 11).

Im Vorstehenden wurde die Vordergliedmaße zur Erläuterung der Regenerationsvorgänge benutzt, doch vollziehen sich diese an

der hinteren Extremität in ähnlicher Weise (Fig. 102 *B*). Hier konnten die Neubildungsvorgänge nur in den Hauptzügen gekennzeichnet werden; sie sind wiederholt und sehr eingehend untersucht worden (Philippeaux, Goette, Fraisse, Colucci, Kochs, Byrnes, Wendelstadt, Braus, Fritsch, Kurz, Schaxel, Bischler, Guyénot, P. Weiss u. a.).

Die Extremitäten der Urodelen wurden hier als ein besonders geeignetes Beispiel der vollständigen Wiederherstellung umfangreicher, hochorganisierter und lebenswichtiger Körperteile herausgegriffen, doch sind es nicht die einzigen, wie der Ersatz des verlorenen Schwanzes zeigt. Desgleichen können so ungemein differenzierte Organe wie die Augen und ebenso die Schnauzenspitze mit dem Geruchsorgan regeneriert werden, wovon im Zusammenhang mit anderen Erscheinungen noch ausführlicher die Rede sein wird (Kap. 10 und 22). Den Larven (von *Necturus*) kann sogar der ganze Kopf abgeschnitten werden und wenn sie ihn auch nicht zu ersetzen vermögen, so leben sie doch noch recht lange und machen auf Kosten des ihnen bei der Embryonalentwicklung mitgegebenen Nährmaterials noch ein recht ansehnliches Wachstum mit fortschreitender Entwicklung durch (Kap. 15, Fig. 234).

Die Anuren haben im allgemeinen ein geringeres Regenerationsvermögen als die Urodelen, doch gibt es immerhin unter ihnen solche, die wie *Alytes* noch Extremitäten zu ersetzen vermögen, welche vor Beginn der Metamorphose entfernt wurden. Die Beinregeneration ist also bei Anuren noch durchführbar, wenn auch entschieden viel weniger leicht als bei den Salamandern. Ausgewachsene Anuren (*Rana temporaria* nach Gadow und *Bufo melanostictus* nach Woodland 1921) können abgeschnittene Finger wenigstens als kurze Stümpfe regenerieren, die auch später nicht weiter wachsen.

Teile des Schwanzes, zumal nach dem Ende zu, werden von Urodelen auch im ausgebildeten Zustand, von den Anurenlarven in ziemlichem Umfang ersetzt. Dabei müssen die hauptsächlichsten inneren Organe wie Muskulatur, Chorda usw. neu gebildet werden, wovon später (Kap. 9) noch die Rede sein wird. Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß die Neubildungen dieser Teile in einer gewissen Abhängigkeit von einander stehen und sich gegenseitig beeinflussen, worauf ebenfalls noch zurückzukommen ist (Barfurth, E. Marcucci 1925). Ähnliches gilt von dem Schwanz der Fische, wie diese nicht nur die Schwanzflosse, sondern auch die übrigen unpaaren und paarigen Flossen zu regenerieren vermögen (Morgan, Nusbaum, Duncker, Morril, Mazza, Bogacki, Beigel). Fische

mit unregelmäßig geformten Schwanzflossen und verkürzten Hinterenden, die auf stattgefundene Regeneration hinweisen, werden nicht selten im Freien gefunden und G. Duncker, der die Syngnathiden daraufhin prüfte, führt eine ganze Anzahl von Arten an, bei denen dieses Verhalten zu beobachten war.

Der Verlust braucht aber nicht nur die Flossen, in diesem Fall die Schwanzflosse mit der davorliegenden kurzen Körperpartie zu betreffen, sondern kann sich auf weit umfangreichere Teile erstrecken, wie aus den im Freien gefangenen Fischen mit stark verkürztem Hinterende und besonders darauf angestellten Experi-

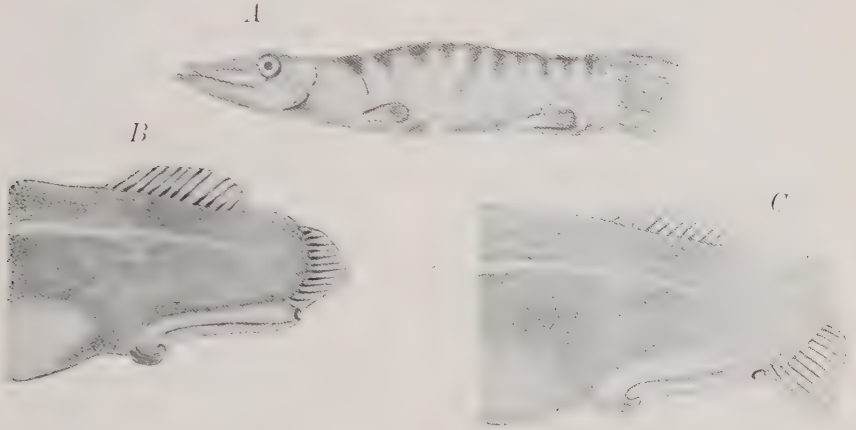
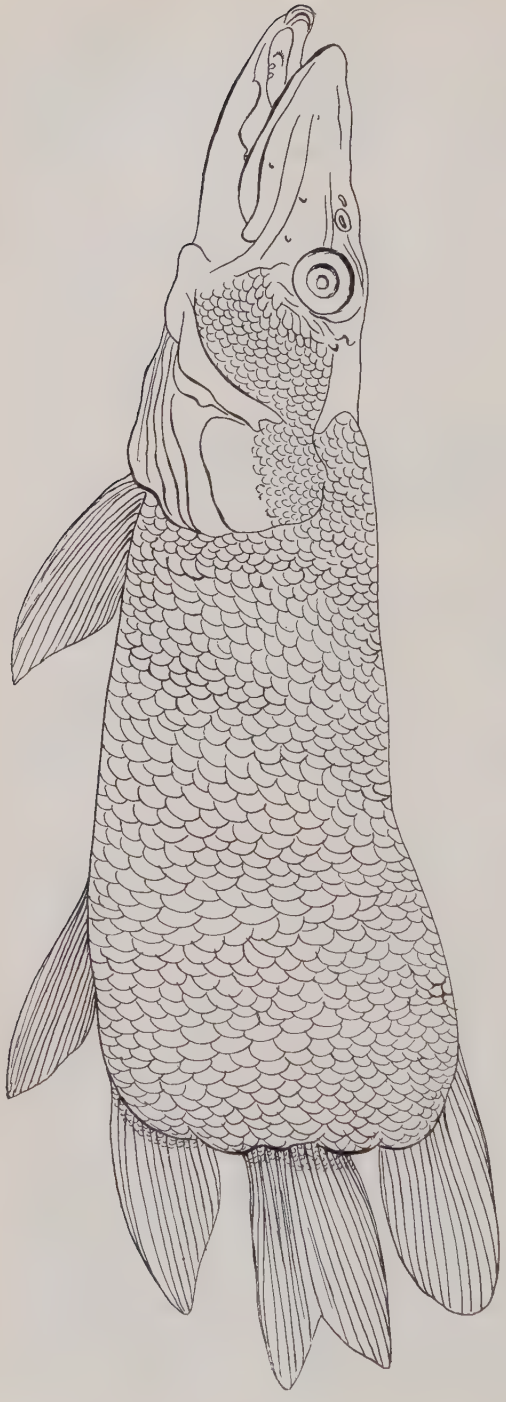


Fig. 103. *A* Hecht mit einer nach Verlust des Hinterendes aus der Rücken-Afterflosse neu gebildeten (Pseudo-) Schwanzflosse, freie Bildung, *B* und *C* *Salmo irideus*, Neubildung am Hinterende nach einem Monat infolge Abtrennens zwischen Rücken- und Afterflosse (*B*), sowie auf der Höhe der Afterflosse (*C*) (nach B. Hofer und J. Nusbaum)

menten zu ersehen ist (B. Hofer, Nusbaum und Sidoriak). Vermutlich war dem in Fig. 103 *A* dargestellten Hecht die hintere Körperpartie von einem Räuber schon in ganz jugendlichem Zustand abgebissen und dann allerdings in ziemlich unvollkommener Weise wiederhergestellt worden. Die Flossenstrahlenträger erwiesen sich dabei als unabhängig von der Wirbelsäule, woraus zu schließen ist, daß keine echte Schwanzflosse, sondern nur eine sie vertretende, der zusammenfließenden Rücken- und Afterflosse entstammende Ersatzbildung zustande kam (Fig. 103 *A*). Wie andere Naturfunde zeigen, können noch größere Verluste ausgeheilt werden und dadurch höchst abenteuerliche Formen zustande kommen (Fig. 104).



Die im Freien gemachten Funde werden durch das Ergebnis der an ganz jungen Fischen bald oder doch nicht lange nach dem Ausschlüpfen angestellten Versuche bestätigt, bei denen die hinteren Partien vor der Schwanzflosse, aber auch in der Aftergegend und vor dem After abgetrennt wurden. Die schweren Verletzungen werden bei sorgfältiger Ausführung der Operation ertragen. Die sehr umfangreichen Wunden werden geschlossen und die oberflächlichen Teile, Ober- und Unterhaut mit den zugehörigen Bildungen, wiederhergestellt. Das gilt auch für die inneren Partien, indem anschließend an die erhalten gebliebenen Organe, soweit sie nicht eine Einschmelzung erfahren, neue Teile entstehen oder aber unabhängig aus dem Bildungsgewebe hervorgehen, wie es für die Flossenstrahlen zutrifft. So wird

Fig. 104
Geschlechtsreifer weiblicher Hecht mit starker Verkürzung des Körpers und stark abweichenden Flossenbildungen an dem nur unvollkommen hergestellten Hinterende (nach Tiedemann)

die Chorda dorsalis mit Tunica interna und skeletogener Schicht in Fortsetzung der alten neu gebildet; Knorpel- und Knochengewebe finden sich ein, wie auch die Muskulatur ergänzt wird. Da aber auch ein Teil des Darmes mit entfernt wurde, so kann es zur Bildung einer neuen After- und Urethra-Öffnung kommen, so daß also die Möglichkeit für die Neubildung von Teilen eine ziemlich weitgehende ist. Sehr vollkommen erscheinen diese Ersatzbildungen allerdings nicht, wie die Hinterenden der auf diese Weise behandelten jungen Forellen erkennen lassen (Fig. 103 *B* und *C*).

Regenerationsfähig ist auch das durch Umwandlung der Afterflosse entstandene, als „Gonopodium" bezeichnete Begattungsorgan der lebendig gebärenden Zahnkarpfen. Das von E. Klemm (1924) knapp an der Ansatzstelle am Bauch durch einen Scherenschnitt abgetrennte Gonopodium des *Lebistes reticulatus* wurde im Verlauf von etwa zwei Monaten als sowohl äußerlich wie innerlich vollständiges, kopulationsfähiges Organ wiederhergestellt.

Wie am Hinterende zeigen die Knochenfische auch am Vorderende ein gewisses Regenerationsvermögen, indem sie den Kiemendeckel, Teile der Kiemenbögen, des Unterkiefers und die auf natürlichem oder künstlichem Wege verlorenen Bartfäden neu bilden können. Bei den großen Verlusten, welche die Fische am Hinterende zu ersetzen vermögen, ist die Regeneration der genannten und anderer daraufhin untersuchten Körperteile von vornherein recht wahrscheinlich. Die dabei stattfindenden Wundheilungs-, Um- und Neubildungsvorgänge schließen sich im ganzen den vorher besprochenen an (J. Nusbaum, Beigel u. a.).

Ähnliches wie für die Fische gilt bis zu einem gewissen Grad auch für *Amphioxus*, indem Stücke des Vorderendes, die einen Anteil der Chorda und Cirrhen enthielten, abgetrennt und anscheinend ersetzt wurden (Bieberhofer). Ein gewisses, jedoch nicht weitgehendes Regenerationsvermögen besteht auch am Schwanzende des Amphioxus.

2. Tunicaten

Trotz der Höhe ihrer Organisation zeigen die Manteltiere eine starke Hinneigung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung, womit Neubildungsvorgänge in weitgehendem Maße verbunden sind, so daß auf ein gut ausgebildetes Regenerationsvermögen schon daraus zu schließen ist. Die freischwimmenden, pelagischen Arten, wie Appendicularien, Pyrosomen und Salpen setzen freilich der Beobachtung größere Schwierigkeiten entgegen, woraus die Annahme

entstand, daß bei ihnen die Regenerationsfähigkeit fehle oder nur schwach entwickelt sei. Bei den Ascidien ist sie jedenfalls stark ausgebildet und sowohl Angehörige der Monascidien wie der Synascidien vermögen nicht nur abgetrennte, weniger umfangreiche Teile ihres Körpers, die Siphonen, Teile des Mantels und Kiemenkorbs, das Ganglion usw. zu ersetzen, sondern auch ihren quer durchgeschnittenen Körper wieder zu vervollständigen.

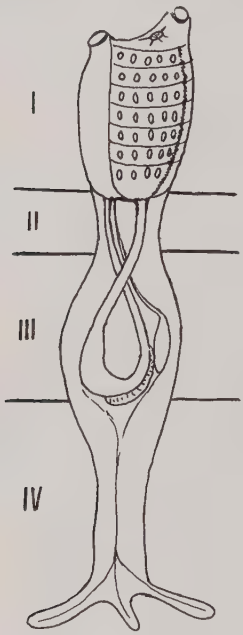


Fig. 105. Schema der Körperregionen von *Clavelina* nach H. Driesch. *I* Region des Kiemenkorbs mit Ein- und Ausströmungsöffnung, dazwischen das Ganglion, *II* Region des Anfang- und Enddarms, *III* Eingeweidesack mit Magen, Darm, Herz und Genitalorganen, *IV* Stammstolo mit Fortsetzung in die Stolonen

Bei Drieschs bekannten und ergebnisreichen Versuchen an *Clavelina* wurden an dieser Ascidie vier Regionen des Körpers unterschieden (Fig. 105 *I—IV*), von denen aus die abgetrennten Teile wieder neu gebildet werden können. Die vorderste Region umfaßt den umfangreichen, hochdifferenzierten Kiemenkorb mit Ein- und Ausströmungsöffnung, Endostyl, Peribranchialraum (Kloake) und Ganglion; in der zweiten Region liegen Anfangs- und Enddarm, in der dritten Magen, Herz und Genitalorgane, während die vierte, organfreie Region den sog. Stammstolo bildet (Fig. 105). Wird dieser abgetrennt, so wird er vom Eingeweidesack in kürzester Zeit regeneriert und dasselbe geschieht am entgegengesetzten Ende mit dem abgelösten Kiemenkorb, der mit allen zugehörigen Teilen (Siphonen, Kiemenspalten, Ganglion usw.) aus dem Bildungsgewebe der über der Wundfläche entstandenen Regenerationsknospe hervorgeht uud bereits nach Verlauf einer Woche wieder funktionsfähig ist. Obwohl dasselbe auch bei anderen Regenerationen, z. B. bei der vorher besprochenen Wirbeltierextremität geschieht, erscheint dieser Vorgang doch insofern recht bemerkenswert, als die Neubildung eines sehr typischen, durch den Besitz einer großen Zahl spezieller Organe ausgezeichneter Körperteil von einem ganz andersartigen aus erfolgt, der von jenen Organen (Kiemen, Ganglion usw.) nichts besitzt. Ähnliches geschieht von der Wundfläche des abgetrennten Kiemenkorbs aus, denn auch bei diesem Vorgang

werden Organe und Körperteile gebildet, die völlig abweichend von denjenigen sind, von denen aus sie entstehen.

So weitgehend ist die Regenerationsfähigkeit übrigens nicht bei allen Ascidien; so erscheint sie (nach J. Hirschler) bei *Ciona intestinalis* auf diejenigen Teilstücke des Körpers beschränkt, die im Besitz des vollständigen Eingeweidesackes sind. Hier müssen also Beziehungen zwischen den einzelnen Körperregionen bestehen, die für die Ausführung der Reparation unerläßlich sind. Auf die besondere Art der Neubildung, die bei den Ascidien in Verbindung mit umfangreichen Reduktionsvorgängen unter gewissen Umständen dabei stattfindet (Driesch, E. Schultz, Schaxel) wird an anderer Stelle einzugehen sein (Kap. 13).

3. Mollusken

Verglichen mit der Regenerationsfähigkeit der Manteltiere, bei denen eine in der Mitte durchschnittene oder in mehrere Teilstücke zerlegte Ascidie sich zu einem vollständigen Tier ergänzt, erscheint, das Regenerationsvermögen der Weichtiere als ein ziemlich geringes jedoch können Reparationen an den verschiedensten Körperteilen und auch in nicht ganz unerheblichem Umfang stattfinden. Teile der Schale, des Mantels und Fußes der Muscheln und Schnecken, z. B. die losgelösten Mantelrandtentakel der ersteren und ebenso die abgeschnittenen Schneckenfühler sammt den Augen, desgleichen die abgetrennten Arme der Cephalopoden können neu gebildet werden. Kürzere oder gespaltene Arme die sich bei ihnen finden, lassen darauf schließen, daß die verletzten oder teilweise abgerissenen Arme in dieser Weise Ersatzbildungen lieferten (Brock, Hanko). Riggenbach beobachtete die freiwillige Ablösung der Arme bei *Octopus*, welche Eigentümlichkeit wahrscheinlich auch anderen Cephalopoden zukommt. Jedenfalls konnte M. M. Lange bei *Octopus*, *Eledone* und *Sepia* nach Abtrennen von Teilen der Arme deren Regeneration auf experimentellem Wege erzielen. Allgemein bekannt ist das Ablösen des zur Übertragung der Spermatophoren bestimmten Hectocotylus-Armes bei manchen Cephalopoden, z. B. bei *Argonauta*, bei der er sich in der Mantelhöhle des Weibchens findet, so daß dieser Vorgang in den Dienst der Fortpflanzung gestellt ist.

Einige besonders charakteristische Formen der Mollusken-Reparation seien hier betrachtet, doch ist es bei weitem nicht möglich, auf alle einzugehen, von denen bei den genannten Autoren und besonders bei Przibram (1909) sowie für die Autotomie bei Riggenbach

(1903) übersichtliche Darstellungen gegeben sind. Zum Teil handelt es sich dabei um ein freiwilliges Abwerfen der betreffenden Körperanhänge, d. h. um eine Art physiologischer Regeneration, wie man sie von den Rückenanhängen der *Thetis* (*Parona*) oder von den Kiemenpapillen am Rücken der Aeolodier kennt, die beim Erfassen leicht abgelöst und wieder neu gebildet werden. Dasselbe geschieht mit den großen gestielten Seitenlappen am Fuß von *Lobiger*, einer den Aplysiden verwandten Nacktschneckengattung der Hinterkiemer, sowie mit hinteren, dafür offenbar eingerichteten Fußpartien. So wird bei der Vorderkiemergattung *Harpa* der hintere zungenförmige Teil des mächtigen, nicht einziehbaren Fußes infolge von Reizwirkungen abgeworfen und neugebildet, wie dies schon lange von einer landlebenden, auf Zweigen und Blättern der Bäume herumkriechenden Lungenschnecke der Philippinen (durch Semper) bekannt ist. Diese Schnecke *Helicarion gutta* besitzt ein langes schwanzähnliches Fußende, das sie beim Anfassen fahren läßt, um es später neu zu bilden, eine wie das leichte Ablösen des Eidechsenschwanzes für das Tier nützliche Einrichtung. Möglicherweise gilt das auch für die schon erwähnten Arme der Cephalopoden, bei denen allerdings auch Beziehungen zur Fortpflanzung hinzukommen, wie man sie von der Autotomie des Hectocotylusarmes einzelner Gattungen kennt.

Nach der Art, wie die Schale der Mollusken gebildet wird und noch lange Zeit mit dem fortschreitenden Wachstum des Schnecken- und Muschelkörpers an Umfang zunimmt, ist ihre Reparationsfähigkeit von vornherein wahrscheinlich. Sowohl bei den Muscheln wie bei den Schnecken ist die Schale zumal an ihrem noch weniger festen Rande Verletzungen ausgesetzt, die auch, wenn sie recht umfangreich sind, wieder ausgebessert werden. Im Bereich des Mantelrandes, d. h. in dem Bezirk, in welchem für gewöhnlich das Schalenwachstum stattfindet, pflegt der Schalenersatz ein vollständiger zu sein; er führt zur Herstellung von Schalenteilen, die von dem normalen Schalenbau kaum abweichen und sich der alten Schale in regelmäßiger Weise einfügen.

Aber auch außerhalb des gewöhnlich Schalensubstanz produzierenden Bereichs kann bei Verlust von Teilen der Schale deren Ersatz bewerkstelligt werden. Für die Muscheln wurde dies durch die von Rassbach an *Anodonta cellensis* angestellten Versuche erwiesen, nach denen das gesamte Außenepithel des Mantels imstande ist, die verschiedenen Schalenschichten hervorzubringen. Die Herausnahme von Schalenstücken am Schalenrand, in der Mitte der Schale und

in der Nähe des Schlosses ergab nach Verlauf einiger Monate die Neubildung der Schalenschichten in der gewöhnlichen Anordnung. Ebenso fand Hornell (1922) nach Herausschneiden von Schalenstücken der indischen Perlmuschel, daß sie (weit vom Mantelrand gelegene) Stücke zuerst durch eine pergamentartige Periostracumschicht und erst, nachdem diese eine gewisse Dicke erlangt hat, durch darunter abgeschiedene Perlmuttersubstanz ersetzt. Wenn bei den von Boutan (1923) an der portugiesischen Auster *Gryphaea arcuata*) vorgenommenen Versuchen zwischen Vorderende und hinterem Schließmuskel recht umfangreiche Schalenstücke (von 3—4 qcm) entfernt wurden, so wurde über den bloßgelegten Mantelteilen zu-

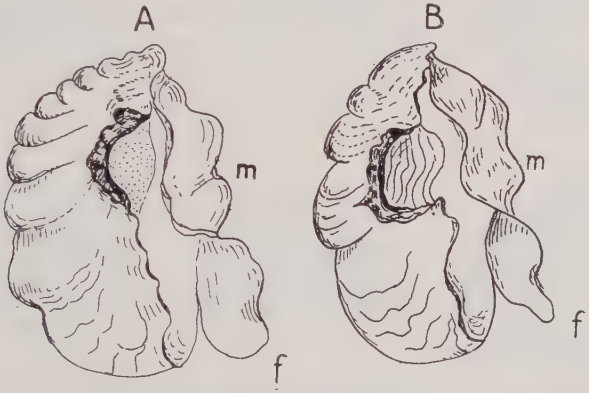


Fig. 106. Schalenregeneration nach künstlicher Verletzung bei *Gryphaea arcuata*, in *A* erst ein dünnes Schalenhäutchen gebildet (punktiert), in *B* durch dessen Unterlagerung mit Kalksubstanz weiterer Fortschritt der Schalenneubildung an der verletzten Stelle, rechts Mantel (*m*) und Fuß (*f*) (nach L. Boutan 1923)

nächst ein organisches Häutchen ausgeschieden (Fig. 106 *A*) und dieses im Zusammenhang mit den verletzten Schalenpartien durch eine zunächst schwache, dann stärker werdende Kalkschicht unterlegt (Fig. 106 *B*).

An den Schalen der landlebenden Lungenschnecken, die weit mehr als die Wasserbewohner Verletzungen ausgesetzt sind, lassen sich Reparationen auf experimentellem Wege unschwer hervorrufen, wie sie nicht selten auch im Freien aufzufinden sind (Fig. 107). Es handelt sich dabei nicht nur um Verletzungen am Schalenrand, sondern auch um solche an der Schalenspitze oder im Bereich der älteren und jüngeren Windungen. Die Verletzungen können recht umfangreich sein und sich auf einen beträchtlichen Teil des Gehäuses erstrecken, ohne daß die Schnecke daran einzu-

gehen braucht; vielmehr kann sie durch Abscheiden einer Cuticula (Periostracum) und darunter auftretender Kalkschichten einen an Festigkeit immer mehr zunehmenden Schutz herstellen, der die verlorenen Schalenteile in ziemlich vollständiger und brauchbarer Weise ersetzt (Fig. 107). Die Struktur dieser neugebildeten Schalenteile ist freilich nicht dieselbe wie diejenige der ursprünglichen, denn an Stelle des charakteristischen Balkenwerks der normalen Schale lassen die Regenerate nur eine Zusammensetzung aus einer scholligen

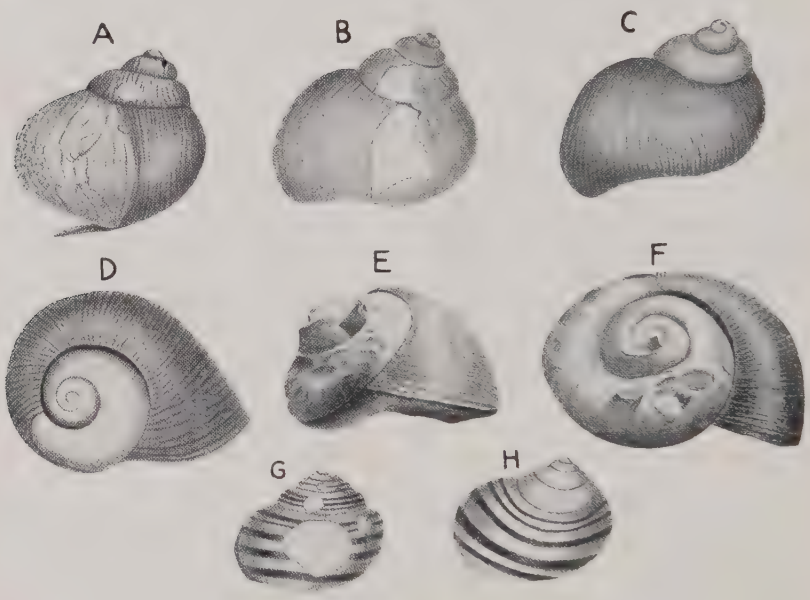


Fig. 107. Schalenreparation bei *Helix pomatia*, *A* und *B* im Freien gefunden, *C* und *D* nach Entfernen der oberen Windungen, *E* und *F* nach Entfernen der Schale einschließlich der Hälfte (*F*) oder des größeren Teils (*E*) der jüngsten (weitesten) Windung, *G* und *H* *Tachea nemoralis*, *G* im Freien gefunden, *H* nach Entfernen der oberen Windungen (Original)

Masse erkennen. Schon die Färbung verrät den Unterschied, indem die reparierten Stellen gegenüber dem gewöhnlichen gelbbraunen Ton eine weißlichgraue Färbung zeigen, die besonders deutlich bei der dunkelgebänderten Schale der *Tachea nemoralis* hervortritt (Fig. 107).

Eine von dem gewöhnlichen Schalenbau abweichende Struktur der regenerierten Schalenteile, ebenso wie die Fähigkeit des Mantels im ganzen Bereich der Außenfläche Schalensubstanz abzuscheiden, ergab sich auch aus den viel weitergehenden, von Boutan (1923)

an der bekannten Seeohrschnecke (*Haliotis tuberculata*) und an der portugiesischen Auster (*Gryphaea arcuata*) angestellt wurden. Nachdem bei jungen, etwa 3 bis 5 cm langen *Haliotis* mit größter Vorsicht besonders an den Muskelansatzstellen die ganze Schale entfernt worden war, lieferte die Manteloberfläche zunächst eine Conchyolinlamelle, unter der bereits nach einigen Tagen Perlmuttersubstanz abgeschieden wurde. Wie bei der Larvenentwicklung wird also erst ein organisches Häutchen als Cuticula und darunter nachher die Kalksubstanz abgeschieden, so daß der Regenerationsprozeß in dieser Beziehung der ontogenetischen Schalenbildung entspricht. Die Schalenneubildung erfolgt also nicht nur am Mantelrand, sondern über dessen ganze Fläche. Prismen sollen dabei auffallender Weise nicht gebildet werden, höchstens konnte diese Schicht durch Umlagerung der schon abgeschiedenen Kalk-(Perlmutter-)substanzen entstehen. In der Form ist die neue Schale der alten recht ähnlich (Fig. 108).

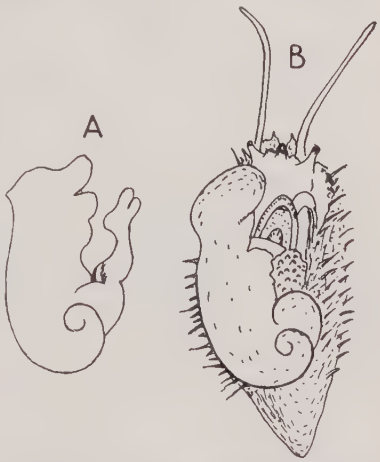


Fig. 108. *Haliotis tuberculata*, *A* die abgenommene Schale, *B* die Schnecke mit der neugebildeten (nach Abnahme der alten) Schale (nach L. Boutan 1923)

Es ist begreiflich, daß die neugebildete Schale zunächst nicht sehr fest sitzt, da die Verbindung durch die Mantelansätze fehlt; so wird sie infolge äußerer Anlässe leicht abgestoßen, worauf jedoch die Schalenneubildung sogleich wieder beginnt. Demnach findet eine wiederholte Schalenregeneration statt und es ist anzunehmen, daß mit der Zeit eine festere Verbindung zwischen Schale und Weichkörper hergestellt wird.

Bei den im Süßwasser lebenden Schnecken und zwar sowohl bei den Vorderkiemern (*Paludina vivipara*) wie auch bei den Lungenschnecken (*Limnaeus*, *Planorbis*) ist ebenfalls eine gewisse Reparationsfähigkeit der Schale vorhanden, doch ist sie anscheinend längst nicht so ausgeprägt wie bei den landlebenden Verwandten oder bei den Meeresschnecken. Näheres über Schalenregeneration findet man in den Arbeiten von Villepoix, Paravicini, Biedermann, Techow, die eingehende Untersuchungen über die Schalenreparation anstellten, sowie in Simroths zusammenfassender Darstellung.

Wie die Schale, so erweist sich auch der Weichkörper der Gastropoden regenerationsfähig. Am Mantelrand der Landschnecken werden (nach Techow) 1 cm breite und ebenso tiefe Stücke ersetzt

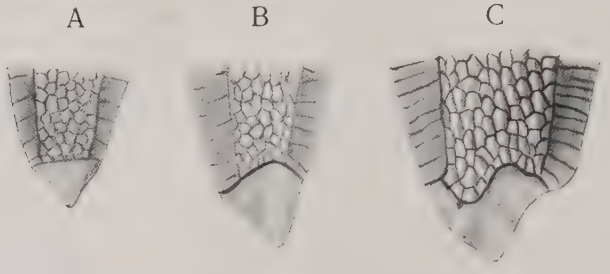


Fig. 109. *A—C* Regeneration des hinteren Fußendes von *Helix pomatia* (nach G. Techow)

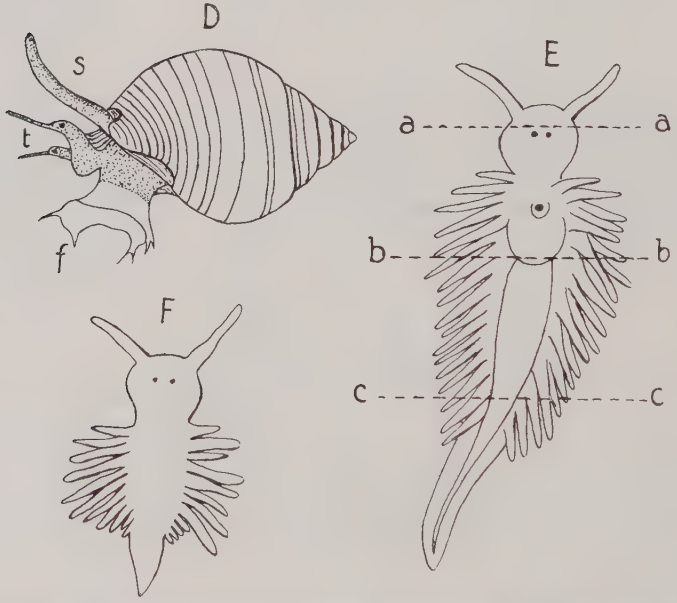


Fig. 110. *D—F* Fußregeneration bei *Nassa mutabilis* (*D*). *f* Fuß (neu gebildet), *s* Sipho, *t* Tentakel (einen Monat nach der Operation, nach B. Hanko), *E* und *F* *Hermaea dendritica* mit den zahlreichen Dorsalpapillen, *a—a*, *b—b* und *c—c* die Schnittebenen (nach A. Zucco Cucagna und J. Nusbaum)

und abgeschnittene Teile des Fußes von 1 cm Länge werden ohne Mühe neugebildet (Fig. 109). Dabei tritt ein sehr umfangreiches Blastemgewebe auf; das Epithel schiebt sich über die Wundfläche und nach Verlauf von etwa 8 Tagen erscheint diese durch eine Epitheldecke von normaler Beschaffenheit abgeschlossen. Von ihr

aus erfolgt dann später die Bildung der Schleimdrüsen durch Einsinken von Zellen, die sich immer weiter in die Tiefe erstrecken, dabei aber mit der Oberfläche in Verbindung bleiben.

Bei manchen Gastropoden ist die Ersatzmöglichkeit des Fußes eine sehr beträchtliche, wie aus den von Hanko an einem Prosobranchier (*Nassa*) sowie von A. Zucco Cucagna und J. Nusbaum an einem Opisthobranchier (*Hermaea*) angestellten Versuchen hervorgeht. Bei ersterem konnten nicht nur Teile des Fußes, sondern dieser konnte vollständig entfernt werden, ohne daß die Schnecke zugrunde ging; vielmehr wurde er mit allen seinen Teilen neu gebildet (Fig. 110 *D*) und wenn er auch zunächst noch klein war, so vermochte die Schnecke schon nach 3 bis 4 Wochen damit zu kriechen. Auch das mit dem Fuß verlorengegangene Operculum wird ersetzt. Ein weitgehender Fußersatz findet auch bei *Hermaea* statt (Fig. 110 *E* und *F*). Daß bei anderen Schnecken größere Teile des Fußes freiwillig abgelöst und wieder ergänzt werden, wurde schon vorher erwähnt. Bei manchen Schnecken darf die Trennungsebene offenbar nicht zu weit nach vorn in die Region des Eingeweidesackes rücken, wenn der Ersatz möglich bleiben soll. Wieder bei anderen geht die Ersatzfähigkeit jedoch weiter, wie man aus dem Beispiel der *Hermaea* sieht, bei welcher der hintere Körperteil entfernt und wieder neu gebildet werden kann (Fig. 110 *E*, *c—c*); ja die Trennungsebene kann bei dieser Schnecke noch weiter vorn liegen (*b—b*), ohne daß das Tier eingeht. Bei diesem höchst erheblichen Verlust von Körperteilen erfolgt immer noch eine Neubildung (Fig. 110 *F*). Auch vermag diese Schnecke beim Abschneiden der vorderen Kopfpartie den Mund neu zu bilden, was bei dem Rüssel der *Nassa* zwar versucht, aber nicht durchgeführt wird. Dagegen kann *Nassa* den Sipho neu bilden. Es wird betont, daß es sich bei dem Ersatz der Körperteile dieser Schnecken um solche handelt, die (im Gegensatz zu den Rückenanhängen) nicht freiwillig abgeworfen werden (Hanko, Nusbaum).

Eine seit langem bekannte und wiederholt experimentell festgestellte Erscheinung ist die Neubildung der Fühler bei den Schnecken. Sowohl bei marinen Opisthobranchiern und Prosobranchiern wie bei *Paludina* und den in Süßwasser und auf dem Land lebenden Pulmonaten gelang es, die abgeschnittenen Fühler zur Regeneration zu bringen (Fig. 111). Dabei werden die Augen neu gebildet, die je nach ihrer Lage an der Basis oder Spitze des Fühlers aus einer Epitheleinsenkung (ähnlich wie bei der Embryonalentwicklung) hervorgehen und nach Abschnürung der Augenblase vom oberflächlichen Epithel im Verlauf

von etwa 50 Tagen (bei *Helix*) durch Auftreten des Pigments, Differenzierung der Sehzellen und Abscheiden der Linse die Ausbildung des fertigen Organs erlangen. Naturgemäß findet bei der Fühlerregeneration ein Ersatz von Teilen des Kopfes statt, der sogar recht beträchtlich sein kann, wie die an *Nassa* und *Hermaea* ausgeführten Versuche zeigen (Hanko, Zucco Cucagna, Nusbaum Fig. 110 *E*); daß diese jedoch

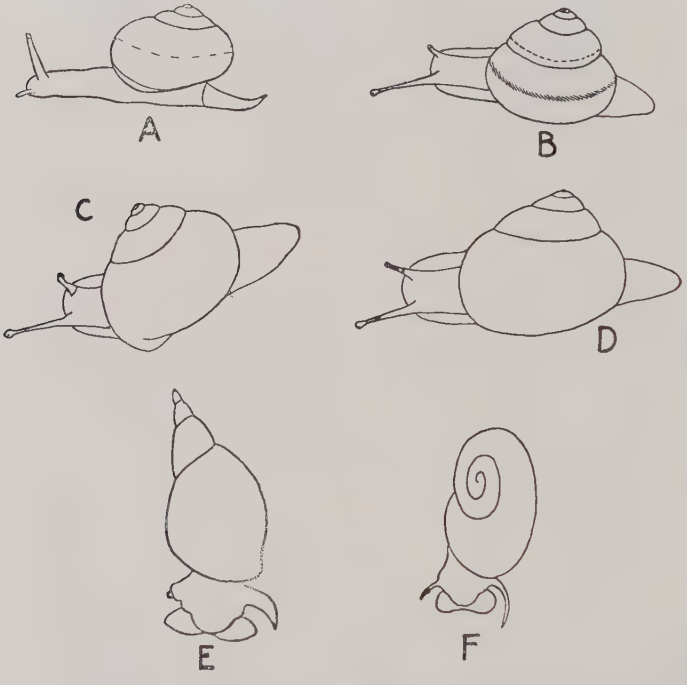


Fig. 111. Herstellung des hinteren Fußabschnittes (*A*) und eines abgetrennten Fühlers bei *Helix arbustorum* (*B*) und *Helix pomatia* (*C* und *D*), *Limnaeus stagnalis* (*E*) und *Planobius corneus* (*F*) (nach G. Techow)

zur Ergänzung des ganzen Kopfes führt, ist unwahrscheinlich (Spallanzani 1768, J. Power 1838, J. Carrière 1880, Cerny 1907, Megusar 1907, Techow 1911, Pelseneer 1914, Hanko 1914, Sekerov 1914, König 1915, Nusbaum 1916, Nonne 1925). Wenn die Bruchstelle zu weit nach hinten reicht und die Cerebralganglien in Mitleidenschaft gezogen werden oder gar fehlen, dürfte es mit der Regenerationsfähigkeit des Kopfes zu Ende sein, obwohl die Unabhängigkeit der Fühler und Augenregeneration vom Zentralnervensystem ausdrücklich betont wird (Hanko 1914, König 1915, Nonne 1925; man vgl. hierzu Kap. 22).

4. Arthropoden.

Die physiologische Regeneration ist bei den Arthropoden sehr verbreitet und als „repetierende Regeneration" schon dadurch gekennzeichnet, daß die Gliedertiere genötigt sind, während ihrer langen Entwicklungszeit, aber vielfach auch noch nachher in großen Zwischenräumen ihre Chitinhaut abzuwerfen und durch eine neue zu ersetzen. Davon war schon vorher die Rede (Kap. 4 S. 103ff. Fig. 73—77). Nun ist der Arthropodenkörper durch seine Gliederung und besonders durch die gegliederten Anhänge Verletzungen in höherem Maße ausgesetzt, als dies bei vielen anderen Tieren der Fall ist. Die abgetrennten Teile sind aber nicht selten vollständig oder doch bis zu einem gewissen Grade ersatzfähig und Insekten, Tausendfüße, Spinnentiere und besonders Krebse werden oft mit einzelnen stummelförmigen und erst teilweise wieder hergestellten Gliedmaßen angetroffen. Überdies besteht bei nicht wenigen Gliedertieren die Einrichtung der Autotomie, wodurch die Häufigkeit des Auftretens regenerierter Körperteile noch verstärkt wird.

Die Neubildung der Körperanhänge wird durch die Fähigkeit zur Erneuerung der Hautdecke jedenfalls unterstützt, denn durch sie ist offenbar schon eine gewisse Bildungsfähigkeit gegeben. Wenn nach Verlust einer Extremität die Möglichkeit zur Häutung vorhanden ist, so wird sich in Verbindung damit der Ersatz leichter bewerkstelligen lassen. In der Tat werden wir sehen, wie die Anlage des neuen Körperanhangs unter der alten Haut auftritt und von ihr geschützt sich weiter entwickelt. Im Zusammenhang damit liegt es nahe, daß die Regenerationsfähigkeit zurücktritt oder auch ganz aufhört, wenn keine Häutung mehr stattfindet. Jedenfalls erscheint sie erschwert bei denjenigen Gliedertieren, die wie die metabolen Insekten, manche Krebse und Spinnentiere im ausgebildeten Zustand die Häutung aufgeben, wenn auch verkürzte oder sonstwie unvollkommene Regenerate noch zustande kommen können. Vielfach mag es allerdings auch daran liegen, daß die den Arthropoden, besonders Insekten im geschlechtsreifen Zustand zur Verfügung stehende Zeit, oft nur eine kurz bemessene ist und zur Ausführung der Reparation nicht ausreicht.

Die Bedeckung des Arthropodenkörpers mit einer Chitinhaut muß schon an und für sich die Ausführung des Reparationsprozesses zumal in seinen früheren Stadien beeinflussen. Ist das Chitin weich und geschmeidig wie bei den kleineren wasserlebenden Tieren,

so werden sich die Wundränder leicht zusammenneigen, um einen Wundverschluß herzustellen, was bei fester werdender Chitindecke auf Schwierigkeit stößt. Wie bei der Wundheilung anderer

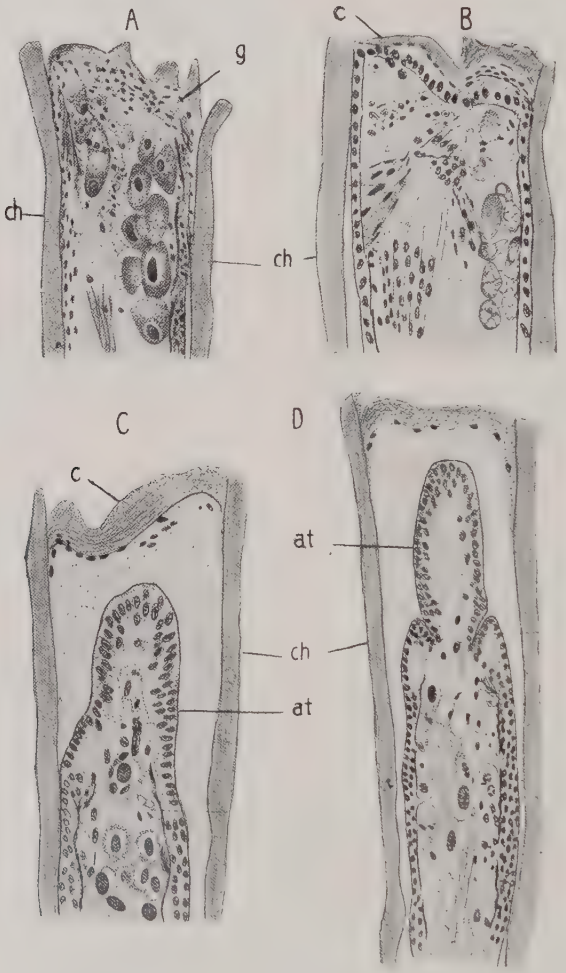


Fig. 112. Antennenersatz bei der Mauerassel. Antennenstumpf zwei Stunden nach dem Abschneiden der distalen Partie mit dem aus Blutgerinnsel und Zellresten gebildeten Gewebspfropf (*g*), *B* mit der Bildung des neuen Epithels und des neuen Chitins (*c*) über der Wundfläche, *C* und *D* die sich neu bildende Antenne (*at*), umgeben von dem Chitin (*ch*) der alten Antenne (nach Ost)

Tiere lagern sich gerinnende Blutmassen und erhärtende Gewebsreste über die Wunde (Fig. 112 A). Wenn dadurch bereits ein gewisser Schutz erzielt ist, so wird dieser noch durch einen von

dem Rand her erfolgenden Epithelabschluß verstärkt, der seinerseits eine Chitindecke liefert (Fig. 112 *B*), die jedoch nur vorläufiger Natur ist. Damit ist ein vorzüglicher Wundverschluß hergestellt, unter dem nun die Bildung der neuen Organe erfolgen kann.

In Verbindung mit einer ziemlich weitgehenden Rückbildung verletzter oder nicht verwendbarer Teile entstehen die neuen Glieder in der schützenden Kapsel (Fig. 112 *C* und *D*). Dieser Vorgang ist bei der Neubildung der Asselantennen bequem zu verfolgen. Es entsteht zunächst ein Regenerationskegel aus ziemlich gleichartigem Gewebe, der sich erhöht und Papillenform annimmt (Fig. 112 *C* und *D*). Bei der Wasserassel bricht die zweite Antenne infolge des Vor-

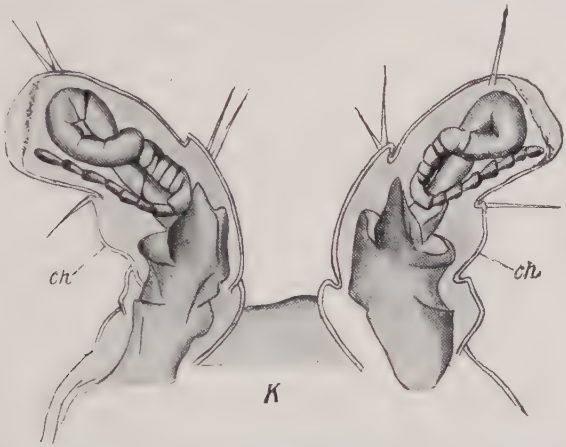


Fig. 113. Die nach Autotomie in Regeneration begriffenen zweiten Antennen von *Asellus aquaticus* innerhalb der mit Haaren besetzten Chitinhülle (*ch*); am Grunde die dunkleren Gewebsteile der alten Antenne, die hier wie die Chitinhaut in den Kopf (*k*) übergehen (nach W. Wege)

handenseins eines vorgebildeten Bruchgelenks gewöhnlich zwischen dem 4. und 5. Glied (vom Grunde aus gerechnet) ab und da sie aus 70 und mehr Gliedern besteht, also sehr lang ist, findet sie im gestreckten Zustand, auch wenn sie noch wenig ausgebildet ist, im Kapselinneren keinen Platz. Sie krümmt sich infolgedessen und legt sich in Windungen, was zumal in den späteren Stadien einen recht eigentümlichen Anblick gewährt (Fig. 113).

Ein derartiger provisorischer Wundverschluß und die Bildung einer Schutzhülle für das heranwachsende Regenerat erscheint für die Gliedertiere das gegebene und dementsprechend findet sich diese Einrichtung auch bei ganz fernstehenden Formen und andersartigen Gliedmaßen, z. B. bei denen der Insekten. Ein bekanntes Beispiel

dafür bieten die Beine der Gespenstheuschrecken (Phasmiden), die übrigens auch durch den Besitz von Bruchgelenken ausgezeichnet sind. Bei ihnen krümmt sich die Gliedmaßenanlage schon früh und liegt später ebenfalls im gewundenen Zustand in der hauptsächlich vom Stumpf des alten Gliedes gebildeten Chitinkapsel (Fig. 114). Wenn diese Schutzhülle bei der Häutung abgeworfen wird, erfolgt schon bald oder erst nach einiger Zeit die Streckung der anfangs noch gekrümmten Extremität und wenn nötig nach weiterer Verlängerung und Gliederung die Annahme der endgültigen Gestalt.

Auffallender Weise geschieht dabei die Ausbildung der Glieder nicht in einer bestimmten, bei den einzelnen Gliedmaßen übereinstimmenden Weise, sondern sie vollzieht sich nicht nur bei einander

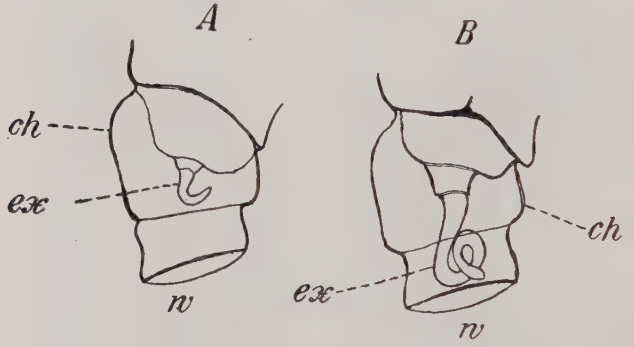


Fig. 114. Die nach Autotomie erfolgende Neubildung einer Gliedmaße (*ex*) bei der Phasmide *Monandroptera inuncans* innerhalb der Chitinkapsel (*ch*) des alten Stumpfes, *w* dessen Wundfläche (nach Bordage)

ferner stehenden Arthropoden, sondern auch bei verwandten Arten und sogar bei ein und derselben Art in verschiedener Weise, d. h. ebensowohl von der Basis nach der Spitze hin wie in umgekehrter Richtung. Das gilt für verschiedene Extremitäten und verschiedene Gliedertiere. Als Beispiel seien die mehrfach daraufhin geprüften Antennen der Asseln genannt, an deren Regeneration die Sonderung der Glieder je nach der Region oder beeinflußt durch die Amputationsstelle in einem Fall zentrifugal, im anderen hingegen zentripetal fortschreitet. Dies kann sich sogar bei derselben Extremität in der basalen und Spitzenregion verschieden verhalten (Przibram, Wagner, Zeleny, Hasemann, Zülzer, Wege, Rimsky-Korsakow u. a.).

Was bisher für die Reparation der Crustaceen und Insekten dargelegt wurde, gilt bis zu einem gewissen Grade auch für die übrigen Arthropoden, d. h. wie die Krebse bilden auch die Myriapoden Fühler und Beine

neu und ebenso tun dies die Spinnen. Es scheint, als ob ungefähr alle Anhänge des Arthropodenkörpers regenerationsfähig wären, wenn die äußeren Bedingungen die geeigneten sind und die zur Verfügung stehende Zeit es gestattet. Diese reicht freilich bei vielen Insekten nicht aus, da sie im ausgebildeten Zustand eine zu geringe Lebensdauer haben. Außer den Antennen, Mandibeln, Palpen und sonstigen Extremitäten sind auch die Schwanzfäden, Tracheenkiemen und Flügel regenerationsfähig. Die letzteren treten bei der Imago wieder auf, wenn ihre Anlagen im Larvenzustand entfernt werden, wie sich dies bei Gradflüglern und Käfern (*Decticus, Tenebrio*) bewerkstelligen ließ. Beim Mehlkäfer ließ sich selbst im ausgebildeten Zustand noch Flügelregeneration erzielen, was auch bei anderen Insekten möglich sein wird, wenn ihre Lebensdauer dafür ausreicht. Verletzungen an den Flügeln können jedenfalls ausgebessert werden. (Megusar, Kammerer, Werber, Oppenheim, Sciacchitano).

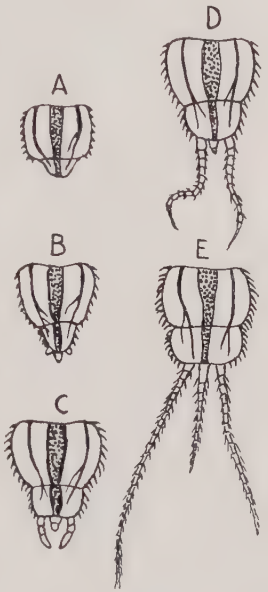


Fig. 115
Reparation des Hinterendes einer Ephemeridenlarve (*Cloëon dipterum*) nach Entfernen des letzten Körpersegmentes, *A* Regenerationskegel, *B* Anlage der Schwanzfäden, *C*—*E* deren Auswachsen (nach Oppenheim)

Defekte, die an der Körperoberfläche entstanden, können durch Neubildung von Chitin ausgeglichen werden. In den neuen Chitinteilen treten auch Hautsinnesorgane auf (Lazarenko 1925). Davon, daß eine Neubildung der verlorenen Augen möglich ist, wird später in anderer Verbindung noch die Rede sein (Kap. 16), wie auch verschiedene andere Körperteile ersetzt werden. Als Beispiel dafür sei nur noch das hintere Körperende genannt, das bei den Ephemeridenlarven nach Entfernen des letzten Körpersegments und Auftreten eines Regenerationskegels mit den an ihm hervorknospenden Schwanzfäden und der Afteröffnung wiederhergestellt wird (Fig. 115 *A*—*E*). Ein derartiger, im ganzen ziemlich beschränkter, sich nur auf einige Segmente erstreckender Ersatz des hinteren Körperendes läßt sich auch bei anderen Insekten erzielen, so bei *Bacillus* (Godelmann), Käferlarven (*Tenebrio* und *Lampyris* nach Megusar), sowie an Schmetterlingspuppen (Hirschler). Bei letzteren fand ein gewisser, freilich noch geringerer Ersatz von

Teilen am vorderen Körperende statt. Versuche am ausgebildeten Arthropodenkörper mittelst Durchschneiden Reparation zu erzielen, kennt man von den Pantopoden (J. Löb, Morgan, Schimkewitsch). Die zwischen dem 2. und 3. Beinpaar durchschnittenen Tiere blieben nicht nur am Leben, sondern vermochten sogar etwas wie ein neues Hinterende mit zwei als Anlagen von Extremitäten gedeuteten Stummeln zu bilden, aber zu weiterer Ausgestaltung kam es auch bei diesen verhältnismäßig niederstehenden Tieren nicht. Der Körper der Arthropoden ist eben bereits zu hoch differenziert, um eine so weitgehende Wiederherstellung verlorengegangener Teile zu gestatten.

5. Bryozoen, Pterobranchier, Phoroniden und Enteropneusten

Um die Verbreitung der Regenerationserscheinungen zu erweisen, seien noch einige der mehr abseitsstehenden Tiergruppen herangezogen. Unter ihnen sind die stockbildenden Formen deshalb bemerkenswert, weil sie hinsichtlich der Neubildungsvorgänge ganz besondere Verhältnisse aufweisen. Diese bestehen bei den Bryozoen in der Hauptsache darin, daß unter dem Einfluß äußerer Lebensbedingungen Teile der Individuen wie der Tentakelapparat, Darmkanal usw. oder auch die ganzen Tiere zurückgebildet werden, worauf nach Eintritt günstigerer Umstände die betreffenden Teile oder die ganzen Individuen neu gebildet werden. Letzteres geschieht unter Vermittlung einer Regenerationsknospe in einer dem Knospungsvorgang ungefähr entsprechenden Weise (näheres darüber in Korschelt-Heider, Lehrb. der Entw.-Gesch. Allg. Teil IV, 9, Ungeschl. Fortpflanzung). Aber auch Reparationsvorgänge finden am Bryozoenstock statt und zwar sowohl an diesem selbst, wie an den einzelnen Individuen. An ihnen können die Tentakel und Teile des Lophophors ersetzt werden, was freilich nur in unvollkommener Weise geschieht. Bei Abtrennung von Teilen der Zweige erfolgt Wundheilung durch Schließen des Cystids und Beteiligung der darunter liegenden Schichten beider Keimblätter. Die fehlenden Teile werden durch Nachwachsen des Zweiges und Bildung neuer Knospen ersetzt, die im ganzen den für die Knospung und Zooecienbildung der Bryozoen geltenden Gesetzen entsprechen (Otto 1921, Zirpolo 1920 und 22). Für Zooecien werden für gewöhnlich wieder Zooecien gebildet, doch kommt es auch vor, daß an ihrer Stelle reduzierte Individuen (Kenozooecien) oder Avicularien entstehen, wie auch für verlorene Avicularien wieder Avicularien gebildet werden (Levinsen, v. Buddenbrock). Auf die ganz neuerdings von E. Marcus (1926) gemachten Angaben über

die Regeneration mariner Bryozoen unter natürlichen und künstlichen Bedingungen wird später noch etwas näher einzugehen sein (Kap. 13 und 25).

Wie bei den Bryozoen tritt auch bei den Pterobranchiern (*Rhabdopleura*) unter gewissen Umständen eine Rückbildung von Teilen des Stockes und deren Neubildung nach Auftreten von Regenerationsknospen ein (Schepotieff).

Von *Phoronis* war schon länger bekannt, daß sie ebenfalls beim Eintritt ungünstiger Bedingungen oder infolge von Verletzungen den

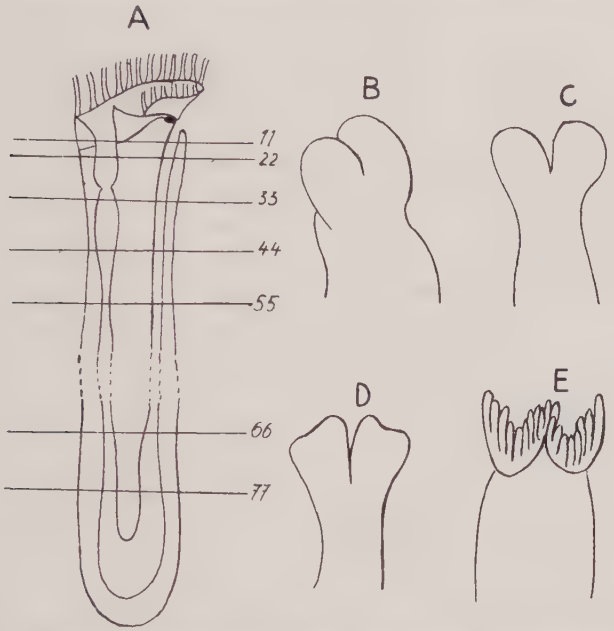


Fig. 116. *A Phoronis Mülleri* in teilweiser Darstellung; die weggelassenen Teile durch die punktierten Linien angedeutet, 11—77 die Richtung der durch das Tier geführten Schnitte, *B* und *D* Seitenansicht, *C* Ventral-, *E* Dorsalansicht (nach E Schultz)

vorderen Körperabschnitt abzuwerfen und neu zu bilden vermag (Cori). Nach den von E. Schultz angestellten Versuchen regeneriert *Phoronis* beim queren Durchschneiden ungefähr in gleicher Weise auf fast allen Querschnitten. Ob der Schnitt an der Stelle geführt wird, an welcher das freiwillige Abwerfen des „Kopfes" zu erfolgen pflegt, ob er nur die Tentakelkrone entfernt (Fig. 116 *A*), durch die Gegend des Vorderdarmes, durch die Körpermitte oder bedeutend weiter hinten gegen das Körperende gelegt wurde, kommt dabei weniger in Betracht (Fig. 116 *A*). Am Vorderstück wird das Hinter-

ende, am Hinterstück das Vorderende neu gebildet (Fig. 116 *B—C*). Es werden alle Organe wiederhergestellt, nicht nur die äußerlich am Körper sichtbaren, wie die Tentakel, sondern auch die inneren: Nervensystem, Darmkanal, Blutgefäßsystem und aus dem Epithel der ebenfalls regenerierten Leibeshöhle die Nephridien, so daß anscheinend die Wiederherstellung des ganzen Tieres gewährleistet ist.

Im Vergleich mit dem ausgebildeten Tier ist das Verhalten der (*Actinotrocha*-) Larve von Interesse. Obwohl es sich um Jugendzustände handelt und in diesen die Regeneration leichter zu erfolgen pflegt, ist dies hier in weit geringerem Maße der Fall, d. h. sie ist weniger weitgehend, tritt nicht mit derselben Sicherheit ein wie beim ausgebildeten Tier und vollzieht sich langsamer als bei diesem. Nach E. Schultz nimmt die Regeneration der Larve etwa die fünffache Zeit von derjenigen der ausgebildeten Phoronis in Anspruch, wobei allerdings in Betracht zu ziehen ist, daß es sich um die Wiederherstellung provisorischer Organe handelt und überdies derartigen pelagischen Larven nur schwer geeignete Lebensbedingungen zu schaffen sind.

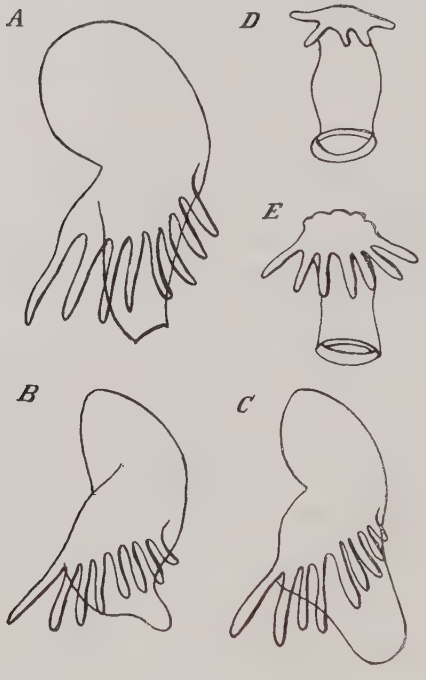


Fig. 117. *A Phoronis*-Larve (*Actinotrocha*), *B* und *C* Regeneration des Hinterendes, *D* und *E* des Tentakelkranzes am Vorderende (nach E. Schultz)

Nichtsdestoweniger ließ sich bei den mit *Actinotrocha* vorgenommenen Versuchen die Neubildung des Hinterendes mit dem analen Wimperkranz, wie auch des Vorderendes mit dem gesamten Tentakelkranz feststellen (Fig. 117). Diese Neubildungen erscheinen nach Schultz als ein allmähliches Aufbauen von der verletzten Stelle aus, während bei der Regeneration der ausgebildeten *Phoronis* zuerst die distalen Teile angelegt werden und die Differenzierung proximalwärts fortschreitet. Demnach geht die Regeneration der *Actinotrocha* und

Phoronis so vor sich, als hätten Larve und ausgebildetes Tier nichts miteinander zu tun. Die Erklärung für dieses zunächst sonderbar anmutende Verhalten ist in der verschiedenen Organisation und Lebensweise der Larve und des ausgebildeten Tieres zu suchen.

Enteropneusten. Bei der langgestreckten Gestalt des *Balanoglossus* und seinem verhältnismäßig schmalen Hinterende ist es naheliegend, daß dieses häufig verloren geht und dementsprechend

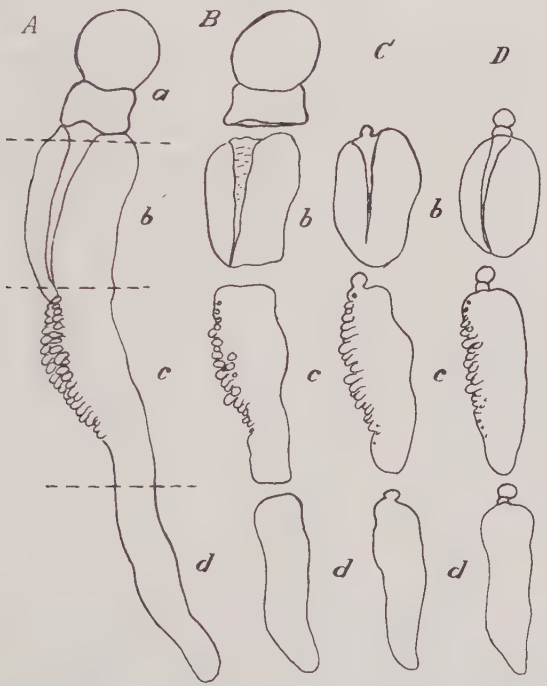


Fig. 118. *A* Zerlegung einer *Ptychodera minuta* in vier Teilstücke (*a*, *b*, *c*, *d*), sowie die Ausbildung der letzteren (*b*—*d*) mit Rüssel und Kragen. Die Kopfstücke (*a*) blieben längere Zeit am Leben, ohne zu regenerieren (nach C. Dawydoff)

schwanzlose Stücke oft gefunden werden. Daraus möchte man wie bei Anneliden und anderen Tieren vor allem auf die Regenerationsfähigkeit am Hinterende schließen; trotzdem ist es (bei *Ptychodera*) nicht dieses, sondern vielmehr das Vorderende, welches ausgebildet wird, wie aus den älteren Beobachtungen von Spengel und Willey ebensowohl wie aus den von Dawydoff an *Ptychodera minuta* angestellten Versuchen hervorgeht. Wird dieses Tier an verschiedenen Stellen durchschnitten (Fig. 118 *A*), so erfolgt zwar nach vorn und hinten Wundverschluß, aber eigentliche Neubildungen treten nur

am Vorderende auf. Hier werden die vorderen Körperabschnitte (Rüssel und Kragen) ungemein leicht regeneriert, während die hinteren Schnittstellen nur vernarben (Fig. 118 *B—D*). Es liegt nahe, wie es von Dawydoff geschieht, dieses Verhalten gegen die Auffassung der Regeneration als Anpassungserscheinung zu verwerten, wovon noch die Rede sein wird (Kap. 8 S. 228).

6. Echinodermen

Die Fähigkeit, verlorengegangene Teile des Körpers wiederherzustellen, ist bei den Stachelhäutern sehr verbreitet, wenn sie auch bei den Vertretern der einzelnen Abteilungen entsprechend ihrer abweichenden Organisation einen recht verschiedenen Umfang zeigt. Während dieser bei den Echiniden mit ihrer geschlossenen Körpergestalt kein sehr beträchtlicher ist und sich bei den Crinoiden, wie auch bei vielen Vertretern der anderen Abteilungen nur auf einen mehr oder weniger weitgehenden Ersatz abgetrennter Körperteile beschränkt, kann dieser bei manchen Asteriden, Ophiuriden und Holothurien bis zu einem Zerfall des Körpers in mehrere Teilstücke und deren Ergänzung zu vollständigen Tieren, d. h. zu einem Vorgang führen, der sich von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (durch Teilung) kaum noch unterscheidet.

Kleinere in Verlust geratene Teile dürften wohl bei den meisten Echinodermen unschwer ersetzt werden. Selbst bei den Seeigeln, deren zumeist abgerundeter, allseitig von Platten umschlossener und (abgesehen von den Stacheln) längerer Fortsätze entbehrender Körper dafür weniger geeignet erscheint, können Verletzungen ausgebessert und nicht zu umfangreiche Teile der Körperdecke mit den dazugehörigen Stacheln, Pedizellarien, Ambulakralfüßchen usw. neugebildet werden. Das war direkt zu verfolgen oder aus der Beschaffenheit im Freien gefundener, teilweise reparierter Seeigel zu erschließen (v. Martens Prouho, Poso, Crozier). Nusbaum und Oxner (1917) fanden, daß regenerierte Platten mit den normalen Platten nicht übereinstimmen, sondern überzählig vorhanden sind und Okada (1926) konnte dies auf experimentellem Wege bestätigen, indem er zeigte, daß bei *Heliocidaris* die entfernten durch eine größere Zahl neuer Platten ersetzt werden. An den Kalkkörpern der Tiefseeholothurie *Euphronides* stellte W. J. Schmidt (1924) ein gewisses Regenerationsvermögen insofern fest, als auseinander gebrochene Stücke durch Ansetzen von Kalksubstanz zur Annäherung und Verschmelzung gelangen, wodurch vollständige, aber ziemlich unregelmäßige Kalk-

körper entstehen (Fig. 119 B und *C*). Von der zentralen Kallus-artigen Masse können weitere Stacheln auswachsen, wie Fig. 119 *C* erkennen läßt (vgl. auch Kap. 3 S. 91).

Eine Regenerationsfähigkeit kommt auch den Seeigelstacheln zu (Prouho, Krizenecky). Teilweise, zumal in der distalen Hälfte abgebrochene Stacheln können ergänzt und auch von den neu gebildeten Teilen wieder vervollständigt werden (Fig. 119 *D*—*G*). Solche regenerierte Stacheln fand Krizenecky ungefähr bei allen daraufhin untersuchten Seeigeln und oft sind sie in großer Menge vorhanden, so daß sie gegen die normalen Stacheln überwiegen.

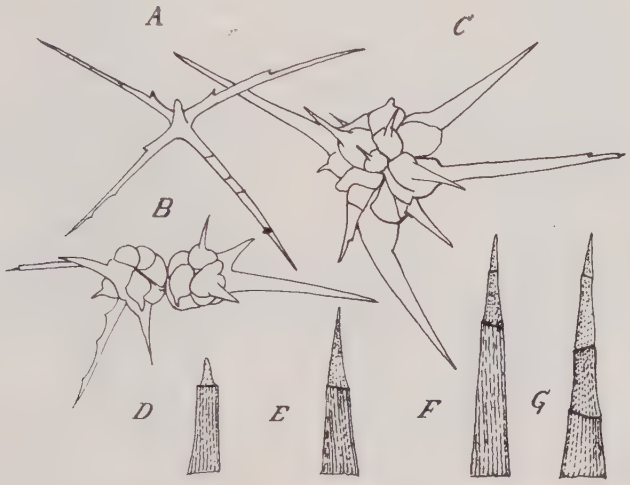


Fig. 119. *A*—*C* Kalkkörper aus der Haut von Euphronides spec.; *A* in normaler Beschaffenheit, *B* in Vereinigung begriffene Bruchstücke, *C* Vereinigung hergestellt und Auswachsen neuer Strahlen, *D*—*G* Seeigelstacheln in verschiedenen Zuständen einfacher und mehrfacher Regeneration (nach W. J. Schmidt und J. Krizenecky)

Verletzungen in der unteren Hälfte des Stachels scheinen nicht ausgebessert zu werden, sondern zu dessen Abwerfen zu führen. Dann werden die Stacheln offenbar vom Grund aus neu gebildet, wie auch die älteren Beobachter bereits von dem Abwerfen der Stacheln und ihrer Neubildung sprechen (Prouho). Krizenecky berichtet von gänzlich stachellos gewordenen Seeigeln, die weiter lebten und zur Neubildung von Stacheln übergingen. Wenn sich dies unter gewissen Bedingungen wiederholen sollte und also eine periodische Erneuerung des Stachelkleides stattfände, so würde diese Erscheinung in das Gebiet der physiologischen Regeneration gehören. Anscheinend betrifft die Erneuerung gleichzeitig die Pedizellarien,

die sich leicht von der Oberfläche ablösen und offenbar wieder ersetzt werden (Riggenbach).

Das Abwerfen von Teilen des Körpers und zwar auch von umfangreichen ist zumal bei den mit „Armen“ versehenen Stachelhäutern eine sehr verbreitete Erscheinung. Unter den Crinoiden ist *Antedon* mit seinen langen dünnen Armen leicht verletzbar und regenerationsfähig. Unter ungünstige Lebensbedingungen, z. B. in etwas zu warmes Seewasser versetzt, wirft das Tier stückweise die

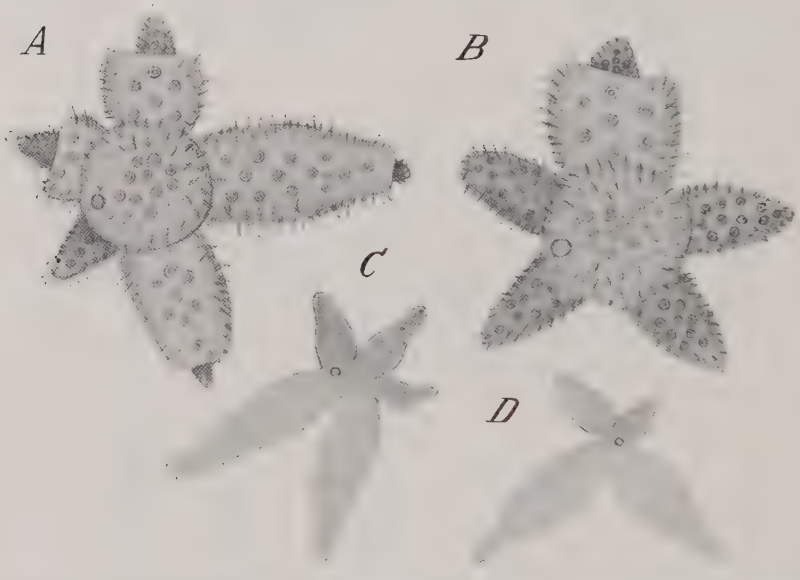


Fig. 120. *Asterias vulgaris*. *A* Regeneration an den in verschiedener Länge von der Scheibe abgeschnittenen Armen, *B* Regeneration von vier Armen an der Scheibe und des fünften am Armstumpf, *C* und *D* Regeneration von drei und zwei Armen samt Scheibe mit Madreporenplatte von zwei Armen aus; die dunkel gehaltenen sind die regenerierten Teile (nach H. King)

Arme ab, die überhaupt ein sehr großes Regenerationsvermögen besitzen. Ungefähr an jeder Stelle abgebrochen, können sie sich wieder ergänzen (Przibram, Reichensperger). Wie ungemein weitgehend die Regenerationsfähigkeit von *Antedon* ist, ergab sich aus Przibrams ausgedehnten Versuchen. Nach seinen Feststellungen können sämtliche Armpaare bis knapp an die Scheibe entfernt und neu gebildet werden. Dabei wird die Scheibe, die bereits nach Amputation zweier Armpaare abgeworfen wurde, ebenfalls ersetzt. Mit Teilen des Körpers herausgeschnittene Armpaare werden ergänzt, desgleichen eine ganze abgetrennte Körperhälfte, so daß aus einem Individuum deren zwei

herzustellen sind. Auch die Basalcirrhen können wiederhergestellt werden. Ein Fünftel des Tieres ist wenigstens imstande, noch ein Armpaar zu bilden. Das geschieht auch beim Entfernen der Scheibe, die leicht zu lösen und ersetzbar ist. Nach ihrer Ablösung kann der Kelchboden völlig ausgekratzt werden, ohne daß dadurch die Neubildung der Scheibe verhindert würde.

Das ebenfalls ungemein weitgehende Regenerationsvermögen der Ophiuriden und Asteriden wurde schon längst aus den im Freien gefundenen reparierten Stücken erkannt und durch häufig wiederholte Versuche erwiesen. Nicht nur, daß die Arme an verschiedenen Stellen regenerieren (Fig. 120 *A* u. *B*), sondern sie können auch vom

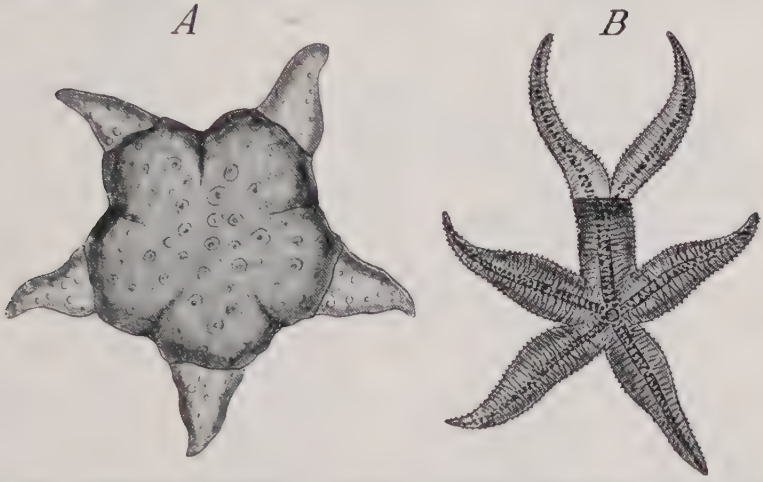


Fig. 121. *Echinaster sepositus*, *A* Scheibe die fünf abgetrennten Arme regenerierend, *B* durch Längsspaltung in der Mittellinie eines Armes erzielter Doppelarm (nach Schapiro)

Grund aus neu gebildet werden (Fig. 120 *B*), so daß die der Arme beinahe oder völlig entblößte Scheibe, sie zu ersetzen vermag, wenn die Verhältnisse günstig und die Wunden nicht gar zu umfangreich sind (Fig. 121). Halbierte Tiere ersetzen die verlorenen Teile, aber auch darüber hinaus erfolgt die Neubildung, d. h. zwei bis drei zusammenhängende Arme, die nur wenig mehr von der Scheibe aufweisen, ergänzen diese mit den fehlenden Armen (Fig. 120 *C* u. *D*). Derartige Stücke sind nicht nur auf experimentellem Wege zu erzielen, sondern werden nicht selten im Freien als Folge von Verletzungen durch räuberische Tiere gefunden.

An der Scheibe kann die Rückendecke entfernt und mit der Madreporenplatte neu gebildet werden, ebenso die Dorsalfläche der

Arme. Während die letztere ersetzt wird, erlaubt der weit kompliziertere Bau der Ventralfläche dies offenbar nicht, denn wenn diese abgetragen wird, kann sie vom Rücken her nicht ergänzt werden; vielmehr entsteht dann unter den Resten des alten ein neuer Arm (Schapiro, Nusbaum und Oxner). So lassen sich alle fünf Arme durch horizontale Schnitte tief einschneiden, worauf die unteren Teile das verlorene regenerieren, die oberen jedoch nur eine Wundheilung durchmachen und ihre Ränder zusammenschließen, so daß sie als schlauchförmige Anhänge den regenerierten Armen oben aufliegen (Fig. 122). Längsspaltung der Arme in der Medianlinie führt zur Ergänzung beider Hälften, d. h. zur Bildung von Doppelarmen (Fig. 121 *B*). Die mit den Reparationen verbundenen Regulationen (Neu- und Rückbildungsvorgänge) sind von Dawydoff, C. Richter, J. Nusbaum und Oxner eingehend verfolgt worden.

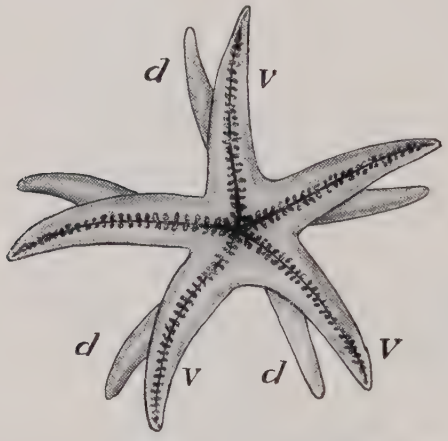


Fig. 122. Ventralansicht eines *Echinaster sepositus*, bei dem alle fünf Arme in horizontaler Richtung tief eingeschnitten und von der Ventralfläche aus ergänzt wurden (*v*); *d* die aus den abgetrennten Rückenflächen entstandenen Schläuche (nach Nusbaum u. Oxner)

Abgetrennte Arme vermögen bei vielen Asteriden die Scheibe mit den übrigen Armen nicht zu ersetzen. Solche einzelne Arme können zwar noch wochenlang leben und eine Art Wundheilung durchmachen, wobei sie (allerdings ganz richtungslos) herumkriechen, schließlich aber doch zugrunde gehen (Schapiro). Andererseits ist es eine längst bekannte Erscheinung, daß bei manchen Seesternen die Arme leicht abgelöst werden und die fehlenden Teile neu bilden. Besondere, den Bruchgelenken der Arthropoden und Wirbeltiere entsprechende vorgebildete Stellen sind anscheinend nicht vorhanden und die Reparation kann an den in verschiedener Entfernung von der Scheibe abgebrochenen Armen erfolgen. Durch den Bau der Arme und gewisse mechanische Verhältnisse ist es jedoch bedingt, daß die Ablösung bei einzelnen Arten an ziemlich bestimmten Stellen erfolgt, bei *Asterias vulgaris* z. B. zwischen dem vierten und fünften, bei *Brisinga coronata* zwischen dem zweiten und dritten Armwirbel, also dicht an der Scheibe.

Die abgelösten Arme sind es, an denen nach erfolgtem Wundverschluß und Bildung des Regenerationsgewebes die neuen Arme

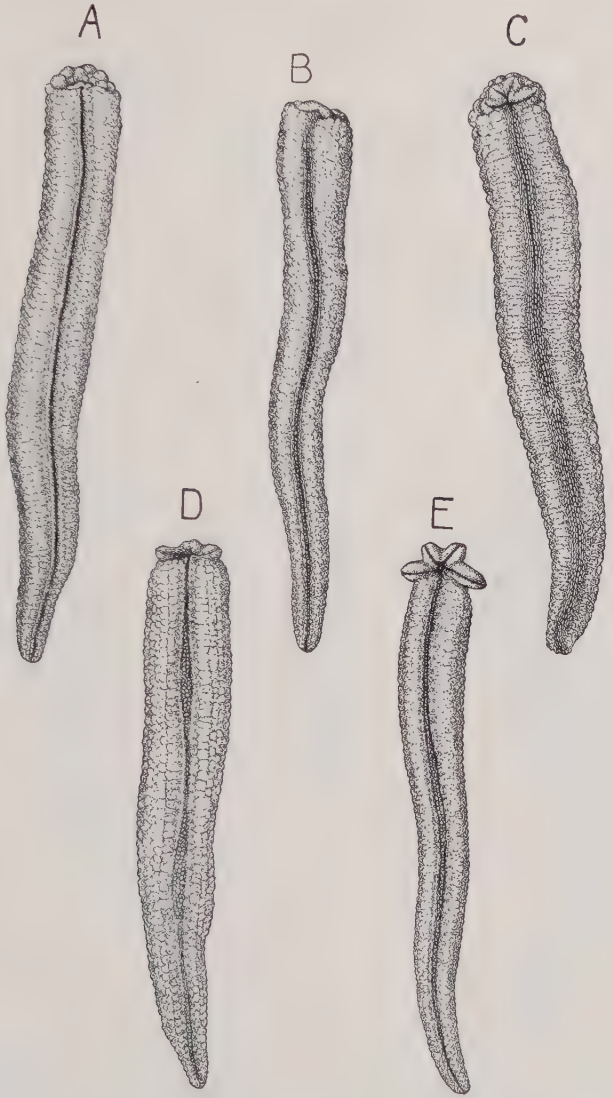


Fig. 123. Abgelöste Arme von *Linckia multifora* (*A*, *B*, *D*, *E*) und *L. Guildingii* (*C*) in verschiedenen Stadien der Neubildung der Scheibe und der vier Arme (aus A. Brauers Seychellenmaterial nach Originalen von C. Richters)

knospenartig angelegt werden (Fig. 123 *A*—*C*); durch deren weiteres Auswachsen entsteht die bekannte „Kometenform“ (Fig. 123 u. 124).

Die Ablösung kann auf ganz unbedeutende Reize hin, also beinahe freiwillig erfolgen. Wenn dies mit mehreren Armen geschieht und jeder von ihnen sich in der oben besprochenen Weise zu einem vollständigen Individuum ergänzt, so kommt dieser Vorgang der

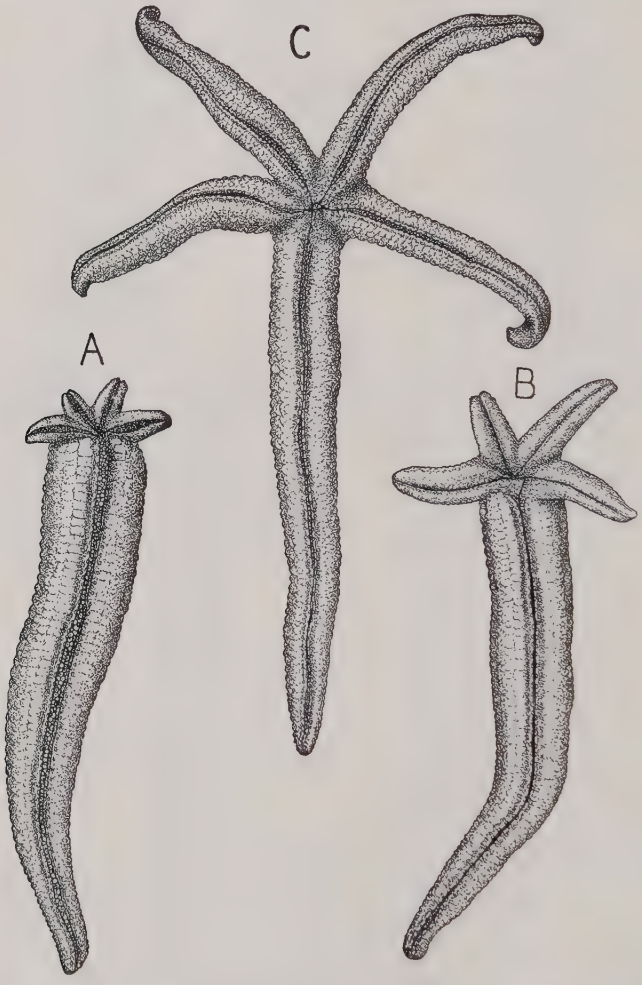


Fig. 124. Spätere Stadien der Scheiben- und Armneubildung bei *Linckia multifora* (aus A. Brauers Seychellenmaterial nach Originalen von C. Richters)

(ungeschlechtlichen) Fortpflanzung sehr nahe, wie er als solche bei den Asteriden und Ophiuriden verschiedentlich aufgefaßt wurde. Regenerations- und Fortpflanzungsvorgänge gehen also hier ineinander über und ein weitgehendes Regenerationsvermögen kann geradezu zur Fortpflanzung werden.

Noch auffallender erscheint dieses Verhalten, wenn die Tiere sich in der Mitte durchteilen, wie man es von einer Anzahl Seesternen und Schlangensternen kennt, so von *Asterias*-Arten, *Asterina*, *Coscinasterias*, *Sclerasterias*, *Stephanasterias*, *Lytaster*, *Stichaster*, *Cribrella*, *Ophiactis* u. a. Bei dem letztgenannten Schlangenstern geschieht dies in jedem Lebensalter und zwar pflegt das sechsarmige Tier dabei in zwei dreiarmige Stücke zu zerfallen, die nicht ganz gleichwertig sind, da die Teilungsebene keine regelmäßige und vorbestimmte ist. Ähnlich verhält es sich bei der Durchteilung der fünf-, sechs- und achtarmigen Seesterne, deren zwei-, drei- und vierarmige Teilstücke die verlorenen Arme in mehr oder weniger vollständiger Weise ergänzen. Durch Teilung eines achtarmigen Seesternes entstandene vierarmige Stücke können alsbald nach der Teilung weiter in zweiarmige Stücke zerfallen, so daß diese Vorgänge der Fortpflanzung in der Tat sehr nahe stehen. Schon dadurch haben sie seit langem großes Interesse erregt und immer von neuem Bearbeiter gefunden (Simroth, Haeckel, Sars, Perrier, P. und F. Sarasin, Cuénot, Frédéricq, H. Ludwig, King, Dawydoff, Kellogg, Zeelny, C. Richters, Schapiro, Zirpolo (1921), W. K. Fisher (1925) u. a.

Die Eingriffe in die Organisation sind bei diesen Teilungserscheinungen naturgemäß sehr beträchtliche. Der Magen muß durchgeschnürt werden, ebenso das Ambulakral-, Zirkulations- und Nervensystem, wie auch die Muskulatur und Körperdecke wiederherzustellen ist. Anscheinend gehen diese Neubildungen zum Teil von den alten Organen, gewiß aber auch von einem bald nach der Durchteilung auftretenden Regenerationsgewebe aus, denn wie bei anderen Tieren sieht man auch hier die Neubildungsvorgänge unter Vermittlung eines Regenerationskegels ablaufen (Zirpolo 1923).

Von den Holothurien, die wegen ihrer besonderen Organisationsverhältnisse bisher außer Betracht gelassen wurden, sind einige ebenfalls in der Lage, ihren Körper durchzuschnüren und die Teilstücke zu vollständigen Tieren zu ergänzen. Bei *Synapta* tritt infolge äußerer Reizwirkungen leicht ein Zerfall in Teilstücke ein, der sich von der vorderen bis auf die hintere Körpergegend erstreckt, ohne daß freilich die entstandenen Teilstücke in gleicher Weise ersatzfähig waren, was anscheinend bei den hinteren Stücken weniger oder überhaupt nicht mehr der Fall ist, während das Kopfstück leichter die fehlenden Teile umbildet. Eine andere Seewalze, *Cucumaria lactea*, kann wie einige Arten der Gattung *Holothuria*

nach den schon von Dalyell (1840) gemachten Wahrnehmungen ohne ersichtlichen äußeren Anlaß in zwei Teilstücke von ungefähr gleicher Größe zerfallen, die einer abermaligen Teilung fähig sind und zu vollständigen Tieren heranwachsen. Denselben Vorgang beobachtete später Chadwick (1891) an mehreren Tieren der *Cucumaria planci* und Monticelli (1896) stellte für dieselbe Art den freiwilligen Zerfall in zwei oder drei Teilstücke fest, die ebenfalls vollständige Tiere lieferten. Die Teilungen können sich auch hier mehrfach wiederholen und ebenso auf experimentellem Wege herbeigeführt werden bis eine gewisse Erschöpfung den weiteren Fortgang der Teilung verhindert. Wie neuerdings (durch E. Deichmann 1922) bekannt wurde, haben auch zwei Arten der Gattung *Actinopyga* (*A. parvula*, *A. difficilis*) die Fähigkeit in Teilstücke zu zerfallen und die fehlenden Teile neu zu bilden. Man sieht, daß bei den Holothurien ebensowohl wie bei den anderen, vorher besprochenen Echinodermen die Regenerationsvorgänge unmerklich in solche der ungeschlechtlichen Fortpflanzung übergehen.

Die Holothurien haben überdies die sonderbare Eigentümlichkeit, unter der Einwirkung äußerer, ihnen nicht zuträglichen Einflüsse, einen erheblichen Teil der inneren Organe ausstoßen und neu bilden zu können. In der Gefangenschaft, wohl weil ihnen die Beschaffenheit des Wassers und die sonstigen Lebensverhältnisse nicht zusagen oder wenn sie scharf angefaßt werden, stülpen sie unter starker Kontraktion der Körpermuskeln den in der Nähe des Ambulakralrings abgerissenen Darmkanal samt der Wasserlunge, zuweilen auch den Kalkring, Wassergefäßring und die Geschlechtsorgane durch die Kloakenöffnung nach außen und sollen trotz dieses starken Eingriffes in die gesamte Organisation befähigt sein, die verlorenen Teile zu ersetzen, so unwahrscheinlich es klingt.

Gegenüber dem Regenerationsvermögen der ausgebildeten Tiere tritt dasjenige der Larven sehr zurück, was sich aus ihrer Organisation und Lebensweise erklärt, zumal ihre Entwicklungsdauer eine verhältnismäßig kurze ist. An Echiniden und Asteridenlarven (von Driesch und Morgan) ausgeführte Zerschneidungsversuche ergaben zwar Wundverschluß und Weiterleben der operierten Larven, aber doch nur eine geringe oder ganz mangelhafte Ersatzfähigkeit der entfernten Teile, was besonders dann durchaus erklärlich ist, wenn es sich um die Entfernung der gesamten Anlage, etwa des Urdarms, der Cölomsäcke, des Skeletts usw. handelt. Neubildung des Skeletts konnte Driesch allerdings an jungen und älteren Pluteuslarven er-

zielen, bei denen es nach dem Herbstschen Verfahren durch Einwirkung von Kohlensäure entfernt worden war. Eine Weiterbildung des Skeletts wie der inneren Organe beobachtete Runnström (1925) bei seinen an *Antedon*-Larven ausgeführten Versuchen. Sowohl die noch freischwimmenden wie die bereits festsitzenden Larven lebten nach Entfernen beträchtlicher Teile ihres Körpers weiter. Die mit der Haftgrube versehenen Vorderstücke der ersteren vermochten sich festzusetzen und ebenso wie die anderen in der Entwicklung fortzufahren. Unter günstigen Bedingungen möchte es vielleicht gelingen, derartige Larven zum Abschluß der Entwickelung und zum Ersatz des Verlorenen zu bringen.

Insofern die Versuche mit Echinodermenlarven hauptsächlich an recht jungen Stadien (Gastrula- und Blastulalarven) angestellt wurden, bei denen die Differenzierung der Organe erst zum Teil oder überhaupt noch nicht erfolgt ist, gehören sie weit mehr in das Gebiet der Entwicklungsphysiologie als der eigentlichen Regenerationslehre und pflegen auch dort behandelt zu werden (Korschelt-Heider, Lehrb. Vgl. Entw.-Geschichte, Allg. Teil).

7. Würmer

Während in einigen Abteilungen der Würmer die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung und in Verbindung mit ihr das Regenerationsvermögen ziemlich verbreitet ist, so bei den Chaetopoden und Turbellarien, fehlt es anderen oder ist nur in sehr geringem Maße vorhanden, wie bei den Hirudineen, Nematoden und Rotatorien. Bei den letzteren beiden Abteilungen mag dieses Verhalten damit zusammenhängen, daß ihre Entwicklung ungewöhnlich streng determiniert ist und bei manchen von ihnen sogar schon zu einer scharf begrenzten Zellkonstanz führt. Es ist anzunehmen, daß die für den Vollzug der Reparation nötige Neubildung von Zellmaterial dadurch verhindert wird (vgl. weiter unten S. 172).

Anneliden

Regenwürmer mit kürzeren oder längeren, durch die helle Färbung als Regenerate erkennbaren Hinterenden werden nicht selten im Freien angetroffen. Nach dem Ergebnis der mit ihnen angestellten Versuche ist anzunehmen, daß es sich dabei um regenerierte Schwanzenden handelt. Die Regenwürmer haben viele Feinde und daß sie bei der Verfolgung einen Teil ihres Körpers verlieren, dürfte nicht selten vorkommen. Die Versuche zeigen, daß je nach der Lage des ausgeführten Schnittes eine große Zahl

von Körperringen am Hinterende ersetzt werden kann. Im Gegensatz dazu steht das Vorderende. Mit einiger Sicherheit werden eigentlich nur vier vordere Segmente neu gebildet; geraten mehr Segmente in Verlust, so ist die Zahl der regenerierten Segmente geringer als die der entfernten. Mit neun vorderen Körperringen geht die Fähigkeit zur Neubildung beträchtlich zurück und läßt beim Verlust von fünfzehn Körperringen so gut wie gänzlich nach oder erfolgt nur verhältnismäßig selten und in unvollkommener Weise (Hescheler, Korschelt, Morgan). Ausnahmen gibt es allerdings indem z. B. *Criodrilus* nach Entfernen von 17—30 Vordersegmenten deren bis zu 25, damit also auch die vom 9.—15. Segment reichende Geschlechtsregion neu bilden kann (Janda, Tirala). Letzteres gilt nach Janda (1924) auch für *Rhynchelmis*, obwohl dieser Oligochaet nach Verlust von 12—16 Vordersegmenten deren nur höchstens 6—7 neu zu bilden vermag (vgl. hierzu Kap. 6 S. 200).

Hieraus ist zu ersehen, daß die Fähigkeit zur Neubildung von Kopfsegmenten selbst bei den einander ziemlich nahestehenden Oligochaeten sich recht verschieden verhält. Außer den bereits mitgeteilten Versuchen zeigen dies auch die von K. Ortmann an *Naïs* (*Stylaria lacustris*) ausgeführten, sowie diejenigen von L. Hyman (1916) an *Aeolosoma*, *Dero*, *Naïs*, *Lumbriculus*, *Tubifex* u. a., die je nach der Körperregion, dem Umfang der Teilstücke usw. eine erhebliche Verschiedenheit in der Befähigung zum Hervorbringen neuer Segmente erkennen lassen. Kürzlich hat Janda (1926) übrigens auch für *Criodrilus lacuum* nachgewiesen, daß dessen Regenerationsvermögen viel weiter geht, als bisher angenommen wurde, indem verhältnismäßig wenige Körperringe den ganzen Wurm wiederherzustellen befähigt sind. Davon muß in anderem Zusammenhang noch gesprochen werden (Kap. 6 und 21).

Die Kopfneubildung unterliegt auch bei den polychaeten Anneliden großen Schwierigkeiten oder erfolgt überhaupt nicht mehr (Nusbaum, Czerski). Bei *Ophryotrocha* z. B. kann zwar der vorderste Kopfabschnitt mit seinen Fühlern ganz oder teilweise ersetzt werden, aber schon wenig weiter nach hinten, wo der Kieferapparat liegt, läßt die Reparationskraft nach und dieser Körperteil scheint überhaupt nicht mehr neu gebildet werden zu können (Braem, Rievel, Czwiklitzer). Die Differenzierung der vorderen Körperpartien dürfte dafür bereits eine zu weit gehende sein.

Bei anderen Anneliden hingegen besteht die Möglichkeit, das Vorderende zu ersetzen, bis weit in die hinteren Körperpartien hin-

ein; so zeigen die Polychaeten *Nerine*, *Amphiglena*, *Spirographis* eine weitgehende Fähigkeit der Kopfneubildung (Nusbaum, Driesch, Iwanow), die bei *Amphiglena* und *Spirographis* an den hinteren Körperteilen und bei *Amphiglena* auch dann noch erfolgt, wenn diese Stücke nur aus den acht letzten Segmenten bestehen (Driesch). Der neugebildete Kopf setzt sich hier zunächst an ganz andersartige Segmente an und da dies ziemlich unvermittelt geschieht, ist das Bild ein sehr eigentümliches. Jedoch besteht das Bestreben, eine bessere Harmonie herzustellen und allmählich zu dem normalen Verhalten hinüberzuleiten. Bei *Spirographis* z. B., bei welchem sedentären Anneliden die vorderen (Thorax-) Segmente von den hinteren (Abdominal-) Segmenten durch ihren Bau unterschieden sind, entsteht nach Iwanows Beobachtung am Vorderende der Hinterstücke stets nur das Prostomium mit den drei vorderen Thorakalsegmenten. Dagegen wird der hintere Thorakalabschnitt erst beträchtlich später und zwar durch Umwandlung der acht bis neun vordersten Abdominalsegmente gebildet; es findet also eine recht weitgehende Umarbeitung statt.

Am stärksten ist das Regenerationsvermögen bei *Ctenodrilus* und zwar auch hinsichtlich der Neubildung des Vorderendes entwickelt, indem dieses sogar von sehr kleinen Stücken aus verschiedenen Körpergegenden ersetzt werden kann. Insofern die betreffenden Vorgänge mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung im engen Zusammenhang stehen, sollen sie im nächsten Kapitel (S. 189) behandelt werden. Bei *Ctenodrilus* regenerieren also Teilstücke, die sowohl auf künstlichem wie natürlichem Wege zustande gekommen sind (Korschelt 1919). Von der natürlichen Regeneration des Vorderendes bei einer größeren Zahl polychaeter Anneliden aus verschiedenen Familien (Syllideen, Phyllodociden, Euniciden, Nephthyden, Spioniden, Capitelliden u. a.) gibt Ch. Gravier (1909) eine übersichtliche Zusammenstellung und fügt eigene Beobachtungen an *Chaetopterus* und *Marphysa* hinzu. Eine eingehende Beschreibung der Regenerationsvorgänge bei der Teilung der Syllideen mit vortrefflichen Abbildungen gibt E. J. Allen (1923), welche Arbeit mir erst bei der Korrektur bekannt wurde und deshalb leider nicht mehr berücksichtigt werden konnte.

Wenn auch das Vorderende bis zu einem gewissen Grad, bei einzelnen Anneliden sogar in erheblichem Maße regenerationsfähig ist, so wird es doch zweifellos darin sowohl bei den Polychaeten wie bei den Oligochaeten von dem auf viel geringerer

Differenzierungsstufe stehenden Hinterende bei weitem übertroffen. Bei *Polygordius* erzielte A. Michel (1922) eine sechsmalige Regeneration des Schwanzendes. Übrigens kann die Regeneration gleichzeitig am Vorder- und Hinterende erfolgen und ist in dieser Hinsicht besonders weitgehend bei den limikolen Oligochaeten gefunden worden. Abgesehen von den Lumbriciden hat sich *Lumbriculus* als ein äußerst geeignetes Objekt für derartige Versuche erwiesen (Bonnet 1741, Semper 1876/77, Bülow 1882, v. Wagner 1900, Abel 1902, Morgulis 1907,

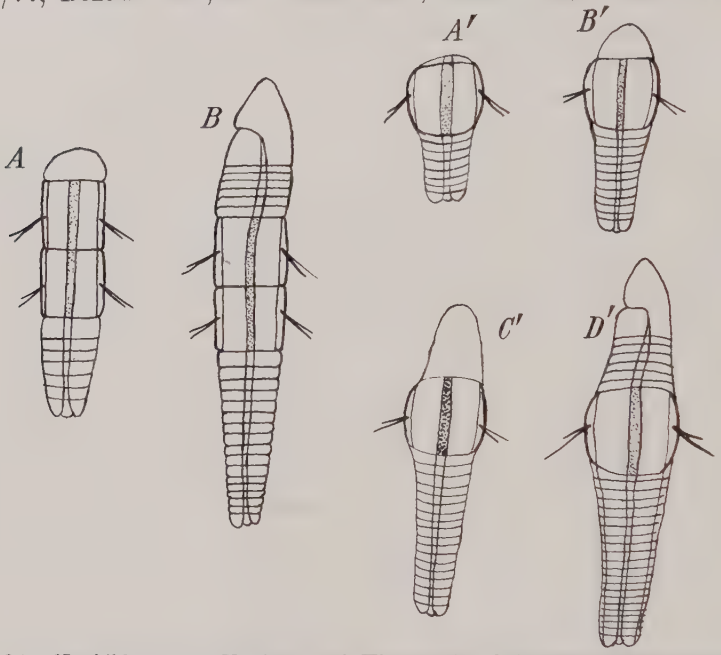


Fig. 125. Neubildung des Vorder- und Hinterendes bei einem zweisegmentigen und einem einsegmentigen Teilstück von *Lumbriculus variegatus* (nach C. Müller) *A* 9 Tage, *B* 41 Tage nach der Operation. *A′* 24, *B′* 29, *C′* 39, *D′* 58 Tage nach der Operation

C. Müller 1908, Hyman 1916). Bei *Lumbriculus* erfolgt die Regeneration des Vorderendes nach Verlust einer beliebigen Anzahl von Segmenten, und zwar zumeist in der Sechszahl der neu gebildeten Segmente. Das Hinterende wird ebenfalls nach Abschneiden einer beliebigen Zahl von Segmenten neu gebildet. Bei gleichzeitigem Verlust des Kopf- und Schwanzendes erzielte C. Müller eine vierzigmal aufeinanderfolgende Regeneration des Vorder- und Hinterendes, wobei die beiderlei Vorgänge voneinander unabhängig sind. *Lumbriculus* kann in nicht weniger als 23 Teilstücke zerlegt werden und jedes von ihnen kann ein neues Vorder- und Hinterende bilden; ausge-

nommen allerdings sind die aus den letzten zehn Körperringen bestehenden Teilstücke. Selbst Teilstücke, die nur drei Ringe zählen, sind befähigt, das Vorderende und ein aus recht ansehnlicher Segmentzahl bestehendes Hinterende neu zu bilden; auch zweisegmentige und sogar einsegmentige Teilstücke sind dazu noch imstande, wie sich aus der Figur 125 ergibt (Morgulis, Müller). Solche regenerierte Stücke können Monate lang am Leben erhalten werden; ob sie sich unter geeigneten Bedingungen zu vollständigen Würmern ergänzen können, muß dahingestellt bleiben und ist wohl nicht besonders wahrscheinlich.

Kleinere aus verschiedenen Regionen, z. B. aus der Körpermitte stammende Teilstücke können auch bei anderen limikolen Oligochaeten (Dero, Naïs nach Hyman und Consoli 1923) eine Ergänzung sowohl des verlorenen Vorder- wie Hinterendes bewerkstelligen. Nach Consoli sind auch die aus nur zwei, nicht einmal vollständigen Segmenten bestehenden Teilstücke dazu in der Lage (Fig. 136 *A* S. 192), in ganz ähnlicher Weise, wie dies vorher für *Lumbriculus* festgestellt wurde. Aber auch bei diesen ungemein regenerationsfähigen Würmern sind die zwischen den einzelnen Arten bestehenden Unterschiede recht bemerkenswert. So zeigt *Stylaria lacustris (Naïs proboscidea)* bei gleichzeitiger Wegnahme des Vorder- und Hinterendes eine Abnahme der Regenerationsfähigkeit gegen letzteres, wie auch Kopfstücke nur dann regenerieren, wenn sie mehr als zehn Segmente umfassen; schon Vorderstücke, die aus zwölf Segmenten bestehen, lassen Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung des Hinterendes erkennen (K. Ortmann 1921).

Von den Gephyreen (*Phascolosoma* und *Aspidosiphon*) ist schon seit längerer Zeit bekannt, daß sie beim Abtrennen des vorderen Körperabschnittes (Rüssels) diesen samt Mund, Schlund, Schlundring, Gefäßen, Retraktor, Hautmuskelschlauch und Haken neu zu bilden vermögen (Bülow 1883).

Auch die Hirudineen, von denen man annahm, daß sie nicht in der Lage seien, verlorene Körperteile zu ersetzen, sind doch bis zu einem gewissen Grade dazu befähigt, denn die an *Hirudo*, *Aulastoma*, *Nephelis* und *Clepsine* angestellten Versuche ließen eine mit Neubildung des Afters verbundene, wenn auch nicht sehr vollständige Neubildung des Hinterendes erkennen (E. Schultz 1902, Hirschler 1908, Gluschkiewitsch 1908). Der letztgenannte Autor erzielte außerdem an jungen Exemplaren von *Clepsine* Neubildung des Vorderendes in einer Weise, welche sich nach

seiner Angabe von der normalen Beschaffenheit dieser Teile nicht unterschied. Nichtsdestoweniger muß man daran festhalten, daß die Regenerationsfähigkeit der Hirudineen gegenüber anderen Anneliden sehr zurücksteht.

Rotatorien

Durch ihre geringe Größe und kurze Lebensdauer, sowie den Mangel an Widerstandsfähigkeit sind die Rädertiere für Regenerationsversuche wenig geeignet, auch läßt die bei ihnen auftretende Zellkonstanz und die damit verbundene, schon früh vorhandene Zellen- und Organdifferenzierung nach dieser Richtung keine großen Erwartungen zu. Versuche, die bereits vor längeren Jahren hier im Institut an *Rotifer* und anderen Rädertieren angestellt wurden, ließen während der Zeit, in der die Tiere am Leben erhalten werden konnten, nur einen Wundverschluß, aber keinen Ersatz des abgetrennten Hinterendes wahrnehmen. Dagegen gelang es L. v. Ubisch und Ch. Jurczyk (1926) einzelne, aber auch alle fünf „Arme" von *Stephanoceros* zur Regeneration zu bringen, wovon in anderer Verbindung noch die Rede sein soll (Kap. 21 Fig. 278).

Nematoden

Wie bei den Rotatorien herrscht auch bei den Nematoden nicht nur eine ziemlich ausgeprägte und weitgehende Determination ihrer Entwicklung, sondern auch eine gewisse, an einigen Organen sogar recht ausgeprägte Konstanz in der Zahl der sie zusammensetzenden Zellen, wie aus den Untersuchungen von Zur Strassen, Goldschmidt, Martini u. a. zu entnehmen ist. Daher liegt auch bei ihnen die Annahme nahe, daß ihre anscheinend so gut wie gänzlich mangelnde Regenerationskraft damit im Zusammenhang steht. Zwar ist von gewissen Regenerationsanfängen des Hinterendes (bei *Enoplus communis* nach E. Bresslau [Przibram S. 54, 1909]) die Rede, aber andererseits zeigen ältere und neuere Beobachtungen, daß bei *Mermis* und *Gordius* wie bei den echten Nematoden beträchtliche Stücke des Körpers abbrechen können und daß die Würmer nach diesem Verlust noch längere Zeit (*Gordius aquaticus* nach Blunck noch $2^1/_2$ Monat) weiter leben, daß jedoch eine eigentliche Regeneration nicht eintritt. Das betreffende Gordiusweibchen hatte das Hinterende (von $^1/_6$ Körperlänge) verloren und der gleiche Vorgang scheint normaler Weise beim Einwandern der jungen *Agamermis decaudata* in die Insektenlarven stattzufinden (Cobb und Steiner nach

G. Wülker 1924). Das Überleben von *Gordius*-Teilstücken kannte schon G. Meissner (S. 63 1856), doch stellt er wie Blunck entgegen den Angaben noch älterer Beobachter die Reparationsmöglichkeit in Abrede. Hagmeier (S. 530 1912) beobachtete wie Lauterborn Teilstücke von *Mermis* und fand außer dem Zusammenschluß der Cuticula an der Wundstelle eine Regulation der Muskelansätze, aber ebenfalls keinen Ersatz der verlorenen Körperteile. Dieser fehlte auch bei Versuchen, die hier im Institut vor längerer Zeit (von C. Richters) an kleinen Nematoden des Süßwassers, darunter *Dorylaimus stagnalis* angestellt wurden. Die Länge des abgetrennten Hinterendes konnte ohne besonderen Unterschied bis zu $^1/_4$ der Körperlänge gehen, durfte aber $^1/_3$ nicht überschreiten, wenn nicht der Wurm innerhalb weniger Stunden zu Grunde gehen sollte. Die des Hinterendes beraubten Würmer konnten in größerer Zahl bis zu 1 Monat, einzelne bis zu 38, 43 und 48 Tagen gehalten werden, ohne daß außer einer gewissen Regulation des Hinterendes Reparation eintrat. Später sind hier nochmals Versuche (von H. Riemer) an verschiedenen limikolen Nematoden, darunter *Plectus cirratus* (Lebensdauer nach der Operation höchstens 14 Tage ohne jede Neubildung), also ebenfalls mit negativem Erfolg ausgeführt worden, womit aber nicht gesagt ist, daß sich nicht doch unter den Nematoden und Rotatorien zur Reparation befähigte Arten finden könnten, indem ihre Zellen wieder Teilungsfähigkeit erlangen und zur Bildung neuen Zellmaterials schreiten.

Turbellarien

Die bei einigen Familien der Turbellarien vorkommende ungeschlechtliche Fortpflanzung und Selbstzerlegung bedingt bei ihnen das Auftreten von Regenerationsvorgängen. Nun kommt die Fortpflanzung durch Teilung bei den Rhabdocölen nur den Mikrostomiden und Catenuliden zu und bei den Planarien geht die Selbstzerlegung (Autotomie) in eine Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung über. Obwohl diese wie die Teilung bei einigen Gattungen eine sehr weitgehende ist, fehlt sie anderen vollständig. Den Rhabdocölen wird nur ein geringes Reparationsvermögen zugeschrieben (Bresslau, Fulinski 1922). Allerdings konnte Rina Monti (1900) beim Durchschneiden des marinen *Plagiostomum Girardii* etwa in der Körpermitte die Neubildung des Vorder- und Hinterendes, sowie der inneren Organe feststellen. Dasselbe gelang Dr. L. Ruhl (1926/27) bei seinen im hiesigen Zoologischen Institut mit *Stenostomum leucops*

und *Microstomum lineare* angestellten Versuchen. Bei dem ersteren Tier erfolgte Kopf- und Schwanzbildung noch bei Teilstücken von $^1/_6$ der Körperlänge, bei dem letzteren wenigstens bis $^1/_3$. Bei *Macrostomum tuba* wurde die Neubildung der Haftscheibe am Hinterende beobachtet. Die Versuche werden fortgesetzt. —

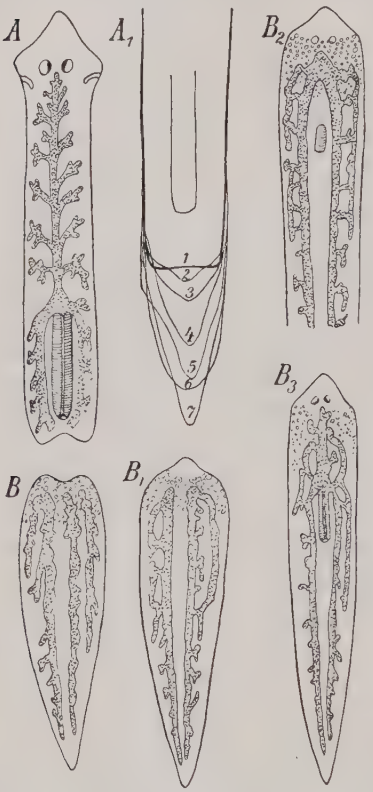


Fig. 126. Zerfall der *Planaria maculata* in zwei Teilstücke (*A*, *B*), A_1 die fortschreitende Ergänzung des Hinterendes am Vorderstück (1—7); B_1—B_3 die Neubildung des Vorderendes (mit Augen, Darmästen und Pharynx) am Hinterstück (nach W. C. Curtis)

Bei den Polycladen ist das Regenerationsvermögen im Vergleich zu den Planarien nicht sehr entwickelt (E. Schultz); immerhin ersetzen sie nicht unerhebliche Teile des Körpers, wenn der Einfluß des Nervensystems gewahrt, d. h. wenn dieses in den alten Partien erhalten bleibt (R. Monti, Child, Olmsted 1922). Ähnliches gilt nach D. J. Lloyd für die marine Triclade *Gunda ulvae* und auch bei einigen Süßwasser-Tricladen *Planaria torva*, *Dendrocoelum* ist es mit dem Reparationsvermögen weniger gut bestellt, während anderen Planarienarten (*Pl. alpina, lugubris gonocephala* u. a.) eine ungemein entwickelte Regenerationsfähigkeit zukommt. Recht regenerationsfähig sind nach den neuen Untersuchungen von J. Lus (1926) auch die Seetricladen *Cercyra papillosa* und *Procerodes lobata.*

Bei einigen, den Gattungen *Planaria* und *Polycelis* angehörigen Arten, tritt hinter dem Mund oder an einer noch weiter gegen das Schwanzende gelegenen Stelle eine Einschnürung auf, die zur Loslösung des größeren oder kleineren Hinterstückes führt (Curtis, Child, Vandel 1922, Sivickis 1923 Fig. 126 *A* und *B*). Dieses sowohl wie das Vorderstück ergänzt sich je nach der Artzugehörigkeit oder den äußeren Verhältnissen mehr oder weniger rasch zu einer vollständigen Planarie, indem die fehlenden

Teile mit den zugehörigen Organen durch Bildung eines Regenerationskegels, sowie dessen allmähliche Vergrößerung und Differenzierung wiederhergestellt werden (Fig. 126 A_1, B_1—B_3). Die Neubildungen am Hinterende des Vorderstücks sind ziemlich einfacher Natur, während am Vorderende des Hinterstückes der Kopf mit Gehirn und Augen neugebildet und auch die vordere Darmpartie umgestaltet werden muß. Die beiden infolge der Teilung getrennten Darmäste vereinigen sich und von dieser Stelle wächst dann der vordere unpaare

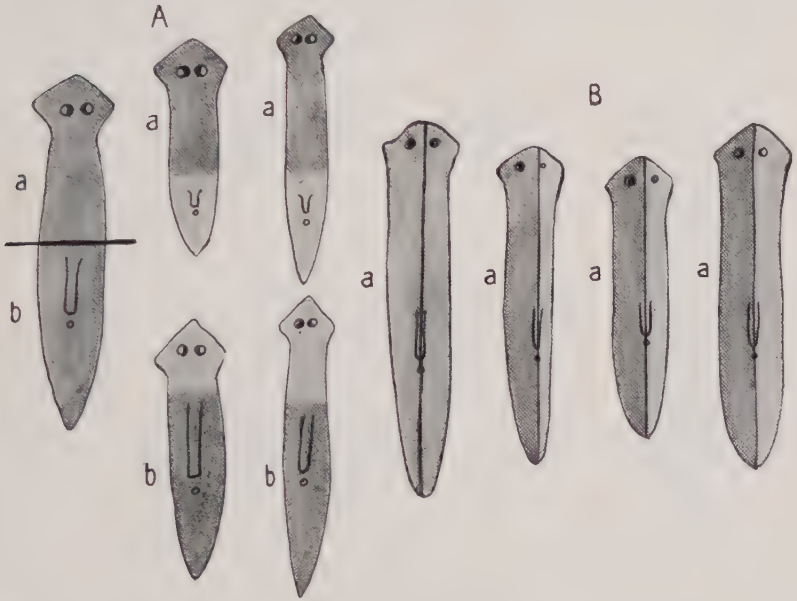


Fig. 127. *A Planaria maculata* quer durchgeschnitten; *a* das vordere, nach hinten regenerierende, *b* das hintere, nach vorn regenerierende Teilstück. *B Planaria lugubris* in der Mitte längs durchschnitten; *a* die linke, nach rechts hin regenerierende Körperhälfte (nach Morgan)

Darmast aus (Fig. 126 B_2 und B_3); weiter hinten ist der Pharynx entstanden und tritt mit dem Darm in Verbindung. Wenn dieser Vorgang von den betreffenden Beobachtern als ein nicht gewöhnlicher und nur durch die Lebensverhältnisse anormalerweise hervorgerufener angesehen wurde, so erweist sich dies durch die Feststellungen anderer Forscher (Curtis, Vandel 1922) als nicht wahrscheinlich.

Bei der als Beispiel gewählten *Pl. maculata* sind die beiden Teilstücke an Größe nicht sehr verschieden; andere hingegen wie die *Polycelis cornuta* teilen sich rasch hintereinander und noch ehe

die Regeneration erfolgte, tritt die neue Teilung ein. Dadurch können die abgeschnürten Teilstücke so klein werden, daß sie mit bloßem Auge eben noch sichtbar sind. Dennoch entstehen aus diesen kleinen Stücken vollständige, lebensfähige Tiere (J. R. Johnson, W. Voigt, C. M. Child). Dementsprechend ungefähr sind die Vorgänge bei den auf natürlichem oder künstlichem Wege erfolgenden Verletzungen des Planarienkörpers. Dieser kann nicht nur in der Mitte, sondern an anderen weiter vorn oder hinten gelegenen Stellen durchschnitten werden, worauf das Vorderstück ein neues Hinterende und das Hinterstück einen neuen Kopf bildet (Fig. 127 *A*).

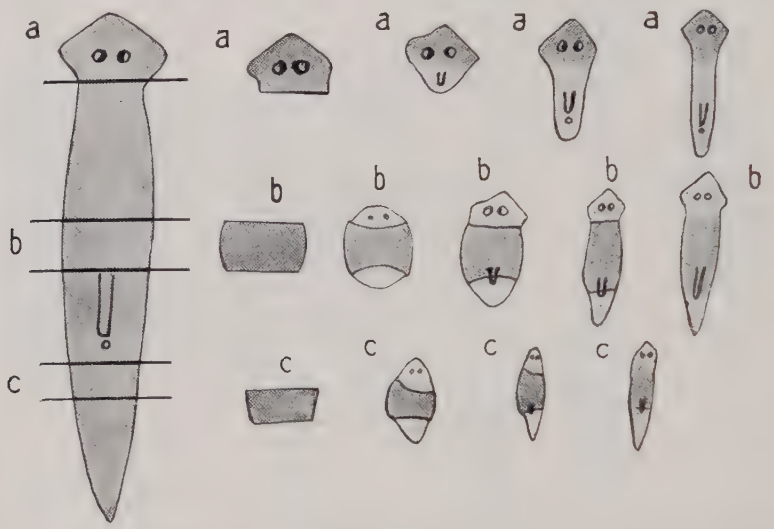


Fig. 128. *Planaria maculata*, der Kopf (*a*), ein mittleres (*b*), und ein weiter nach hinten gelegenes Stück (*c*) durch Querschnitte abgetrennt. Daneben die allmähliche Ausbildung dieser Teilstücke (*a*, *b*, *c*) zu kleinen Planarien (nach Morgan)

Aber die Regenerationsfähigkeit der Planarien geht noch viel weiter und erwies sich schon den älteren Beobachtern (Pallas 1778, Dalyell 1814, Johnson 1822, Dugès 1828) als beinahe unbegrenzt.

Ein quer aus dem Körper herausgeschnittenes, sogar recht kleines Stück vermag das fehlende zu ergänzen, d. h. ebenfalls ein neues Kopf- und Schwanzende zu bilden (Fig. 128). Schräge Schnittführung, d. h. Abtrennung des vorderen oder hinteren Körperendes auf diese Weise gestattet ebenfalls die Ergänzung der verlorenen Teile zur normalen Gestalt. Desgleichen führt die Durchtrennung des ganzen Tieres mittelst eines Medianschnittes zur völligen Wiederherstellung (Fig. 127). Ein fast nur aus dem Kopf bestehendes Stück

vermag sich durch Auswachsen nach hinten zu einem neuen Tier zu ergänzen (Fig. 128). Werden keilförmige oder anders gestaltete Stücke aus dem Körper herausgeschnitten, so gestalten sich auch diese zu vollständigen Individuen (Fig. 129). Es ließen sich aus Stücken von weniger als $^1/_{100}$ des ursprünglichen Körpervolumens entsprechend kleine Tiere erzielen (Lillie). Wie aus den von Morgan, Randolph, Lillie, Bardeen, Stevens, Child, Curtis, Steinmann, Vandel (1922), Colosi (1923), Sivickis (1923) unternommenen Versuchen hervorgeht, ist die Lebenszähigkeit und Regenerationskraft nach Verletzung und Zerstückelung des Körpers eine ungemein weitgehende. Offenbar ist ihre Organisation ganz besonders dafür geeignet, doch ist das schon vorher erwähnte Verhalten sehr auffällig, daß nicht alle Planarien ein so starkes Regenerationsvermögen besitzen, sondern manche von ihnen nur schwach damit ausgestattet sind. Das dürfte auch für die Rhabdocölen gelten, obwohl diese kleineren und zarteren Tiere für die Ausführung derartiger Versuche von vornherein weniger geeignet sind und deshalb geringere Berücksichtigung fanden. Immerhin zeigen die vorher erwähnten sowie die von Child an *Stenostomum* ausgeführten Versuche, daß auch diesen Tieren Regenerations- und Regulationsvorgänge nicht fremd sind. Auf die damit im Zusammenhang stehenden, besonders von Child, wie auch von M. Hartmann behandelten Vorgänge wird später noch einzugehen sein (Kap. 6, 12, 13 und 23).

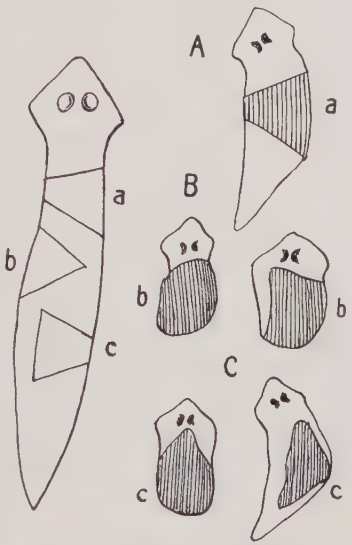


Fig. 129. *Planaria maculata,* aus deren Körper bei *a*, *b* und *c* keilförmige Stücke herausgeschnitten wurden, die sich in *A*, *B* und *C* zu kleinen Planarien ergänzen, indem sie die fehlenden Teile, besonders das Vorder- und Hinterende neu bilden (nach Morgan)

Nemertinen

Nemertinen regenerieren leicht die vor dem Gehirn abgetrennten Teile des Kopfes mit den dazu gehörenden Organen (Augen, Frontalorgan, Kopfdrüse usw.), dagegen werden bei manchen Nemertinen größere Partien des Gehirns nur mit Schwierigkeit ersetzt (McIntosh 1870, Carlgren 1907) und ist der Kopf hinter dem Gehirn wegge-

schnitten, so wird er bei gewissen Nemertinen, so z. B. nach Carlgrens Beobachtung bei *Prostoma* nicht wieder neu gebildet. Allerdings scheinen in dieser Hinsicht bei den einzelnen Nemertinen recht große Verschiedenheiten zu bestehen und zwar nach den Angaben von Nusbaum und Oxner (1910) sogar bei Varietäten ein und derselben Art. So konnte Oxner (1909) fest stellen, daß bei der breiteren Form (*A*) von *Lineus ruber* der Kopf nur dann

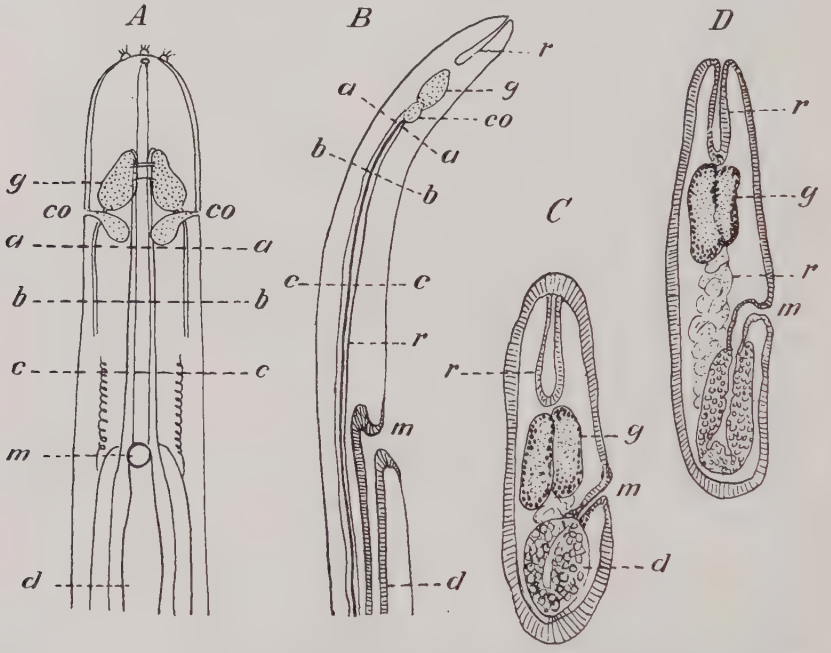


Fig. 130. *A—D* zur Erläuterung der Regeneration kleiner Kopfstücke von *Lineus lacteus* (nach Nusbaum, Oxner und Dawydoff). *A* und *B* erläutern die Schnittführung *a—a*, *b—b*, *c—c*, *C* und *D* regenerierende Vorderstücke, die weit vor der Mundöffnung gewonnen waren, *co* Cerebralorgane, *d* Darm, *g* Gehirn, *m* Mundöffnung, *r* Rüssel

neugebildet wird, wenn Teile des Gehirns und der Cerebralorgane erhalten blieben, während die andere Form (*B*) in zehn oder noch mehr Teilstücke zerschnitten vollkommen regeneriert, d. h. eine entsprechende Anzahl neuer Individuen liefern kann, abgesehen davon, daß die Regeneration bei der ersten Form langsamer, bei der anderen rascher verläuft. Bemerkenswert ist auch, daß die abgeschnittenen Vorderstücke außerordentlich regenerationsfähig sein können; so amputierten die letztgenannten beiden Autoren, wie auch C. Dawydoff (1909 und 1910) kleine Kopfstücke, letzterer z. B. bei

25—30 cm langen Exemplaren von *Lineus lacteus* Stückchen von etwa 1 mm Länge, welche das Gehirn mit den Cerebralorganen (Fig. 130 A), jedoch nichts vom Darm enthielten, sich aber dennoch zu vollständigen Würmern entwickelten (Fig. 130) und auch den Darm neu bildeten. Nach Nusbaum und Oxner vermögen sogar Körperfragmente aus der Gegend zwischen dem Gehirn und der Mundöffnung, die also nichts vom Gehirn und Darmkanal enthalten, eine vollkommene Regeneration durchzumachen; Stücke von nur $^1/_2$ mm Länge können sich nach Angabe derselben Autoren zu vollständigen Würmern ergänzen. Auf die hierbei sich vollziehenden Neubildungs-, sowie Umarbeitungs- und Regulationsvorgänge wird später noch einzugehen sein (Kap. 10 und 12).

8. Coelenteraten

Entsprechend der niederen Organisation und dem Hinneigen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung ist die Regenerationsfähigkeit bei den Cnidarien sehr verbreitet und nicht selten eine ungemein weitgehende. Das gilt nicht nur für diejenigen unter ihnen, welche wie die Hydroidpolypen und die meisten Anthozoen, in hohem Maße durch die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung ausgezeichnet sind, sondern auch für solche Coelenteraten, bei denen wie bei den Actinien die Monogonie stark zurücktritt.

Hydroiden

Die Hydroiden regenerieren wie andere Cnidarien nicht nur abgetrennte Teile der Tentakel, sondern auch mehr oder weniger umfangreiche Partien des Körpers. Als geeignetes Beispiel dafür bietet sich immer wieder der seit $1^1/_2$ Jahrhunderten zu Regenerationsversuchen benützte Süßwasserpolyp dar. Er ersetzt nicht nur verlorene Tentakel und kleinere oder größere Teilstücke des Körpers, so daß sich ein halbierter oder geviertelter Polyp wieder vervollständigt, sondern auch kleinere Stücke aus verschiedenen Körperregionen sind befähigt, den ganzen Organismus wieder herzustellen, indem sie nach vorn den Kopfabschnitt mit dem Tentakelkranz, nach hinten die Fußscheibe regenerieren (Fig. 131).

Die bereits so erfolgreichen Versuche der Naturforscher des 18. Jahrhunderts mit Zerstückelung des Polypen, mit Zerteilen durch quer, schräg und längs gerichtete Schnitte, mit Umstülpen des ganzen Tieres usw. (Trembley, Réaumur, Rösel von Rosenhof) wurden in unseren Tagen mit Eifer wieder aufgenommen und zeigten, daß

Stücke von etwa 0,2 mm Durchmesser des über 1 cm langen Polypen oder solche, die ungefähr $^1/_{200}$ seines Körpervolumens ausmachen, noch immer regenerationsfähig sind (Nussbaum, Peebles, King, Billard, Rand, Kölitz, W. Goetsch, J. Gross u. a.).

Überraschend war der bereits von Trembley an *Hydra* ausgeführte und später wiederholte Versuch, den ganzen schlauchförmigen Körper des Polypen so umzustülpen, daß die Innenschicht nach außen, die äußere aber nach innen zu liegen kommt. Während Trembley annahm, daß dieser Zustand erhalten bliebe und das Innen-

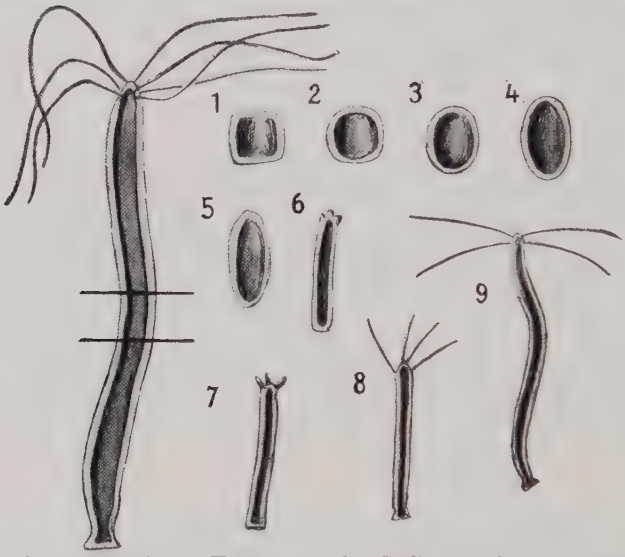


Fig. 131. Hydra, aus deren Körper (an der Stelle der beiden geraden Linien) durch zwei quergeführte Schnitte ein Stück herausgeschnitten wurde. Rechts die Reihenfolge der Veränderungen (*1—9*), welche dieses Stück bei der Regeneration durchmacht (hauptsächlich nach Morgan, 1901)

blatt tatsächlich zum äußeren, dieses aber zum inneren Blatt würde, zeigten Nussbaum und Ishikawa später, daß sich dies nicht so verhält, sondern mit dem Fuß beginnend ganz allmählich eine Zurückstülpung der umgekrempelten Körperschichten erfolgt, wodurch ungefähr der frühere Zustand wiederhergestellt wird. Die zuerst angenommene Umänderung der Spezifität der Zellschichten war von vornherein wenig wahrscheinlich; immerhin läßt dieser Versuch eine große Wandlungs- und Bildungsfähigkeit des Körpers dieser niederen Tiere erkennen.

Erfolgt eine gewisse Spezialisierung einzelner Körperteile, so läßt an ihnen die Regenerationsfähigkeit nach oder tritt wohl auch

vollständig zurück, wie dies für die Tentakel gilt, die für sich nicht in der Lage sind, die fehlenden Teile zu ersetzen. Hängt ihnen dagegen ein Stück des Hypostoms an, so geht die Regeneration unter Umlagerung und Umarbeitung des vorhandenen Zellenmaterials vonstatten (Fig. 199). Auf diesem Wege kann sogar aus einem Tentakel der Körper des neuen Tieres zustande kommen (Peebles, Rand, Kölitz). Auch in der Fußgegend kann die Regenerationsfähigkeit eine beschränkte sein, so ersetzt *Pelmatohydra oligactis* nach den Beobachtungen von J. Gross (1925) nur äußerst schwer den verlorenen Stiel.

Nach den Befunden an *Hydra* war zu erwarten, daß sich andere Hydroidpolypen ähnlich verhalten, soweit das Zusammenfassen zum Stock dies erlaubt. An den Hydranthen lassen sich Proboscis und Tentakelkränze entfernen, um neugebildet zu werden, desgl. umfangreiche Teile des Polypenkörpers und dieser im Ganzen. Auch die Gonophoren sind bis zu einem gewissen Grade regenerationsfähig, obwohl in weit geringerem Maße als die Hydranthen (H. C. Müller). Die einzelnen Gattungen der Hydroidpolypen verhalten sich begreiflicherweise hinsichtlich der Regenerationsfähigkeit ihrer Hydranthen, Gonophoren, Gonangien, Polypen- und Medusenknospen ziemlich verschieden, wie die Versuche an *Campanularia, Obelia, Plumularia, Pennaria, Cordylophora, Eudendrium, Tubularia, Corymorpha* und zahlreichen anderen Hydroiden gezeigt haben (Driesch, Morgan, Löb, Davenport, Peebles, Stevens, Child, Gast und Godlewski, Billard, Torrey, H. C. Müller).

Stammstücke von *Eudendrium*, *Tubularia*, *Pennaria* und anderen Polypen sind in der Lage, neue Polypen zu bilden und zwar können die Teilstücke auf einen recht geringen Umfang zurückgehen, bei den stark verzweigten, großen Stöcken der *Pennaria* z. B. bis zu 3 mm Länge. Stückchen von 2 mm bringen unter Umständen ebenfalls noch Köpfchen hervor, während Teilstücke von nur 1 mm Länge zwar noch kurze Stolonen, aber keine Polypenköpfchen mehr bilden. Aus diesen von Gast und Godlewski angestellten Versuchen ergibt sich ebenso wie aus denjenigen der anderen genannten Autoren ein recht weitgehendes Regenerationsvermögen sowohl der einzeln lebenden wie der stockbildenden Hydroidpolypen. Dabei zeigt sich überdies noch die Fähigkeit zur Lieferung abweichender, zumal der Polarität widersprechender Bildungen, wovon an anderer Stelle noch die Rede sein wird (Kap. 17 und 20). Ebenso kann erst später auf die Zerlegung des Hydroidenkörpers in kleinste, nur aus wenigen oder

vereinzelten Zellen bestehende Stücke eingegangen werden, die durch Zerreiben des Körpers gewonnen, die Fähigkeit der Wiederherstellung ganzer Individuen und Kolonien besitzen, wie dies in ähnlicher Weise bei Anthozoen (*Leptogorgia*) und Schwämmen *(Microciona, Spongilla)* erzielt werden konnte (H. V. Wilson, K. Müller, vgl. Kap. 20).

Wenn auch den Medusen ein geringeres Regenerationsvermögen als den Polypen zukommt, so sind auch sie befähigt, verlorengegangene Teile ihres Körpers zu ersetzen (Morgan, Hargitt).

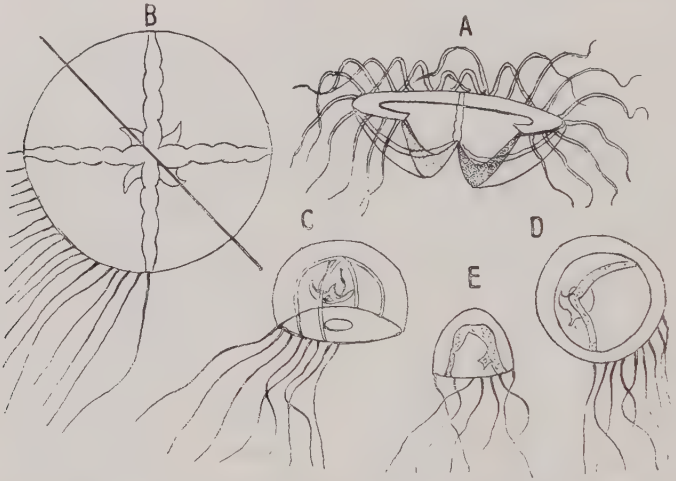


Fig. 132. Regeneration einer Meduse (*Gonionemus vertens*) (nach Morgan 1901 und Hargitt 1900); *A* ein keilförmiges Stück mit dem Manubrium aus dem Schirm geschnitten, *B* in der Richtung der schrägen Linie halb durchschnitten, *C* eine solche Hälfte nach Abrundung und Ergänzung, *D* ein Viertel und *E* weniger als ein Viertel der ganzen Meduse; die Tentakel sind nur teilweise eingezeichnet

Wird einer kleinen craspedoten Meduse (*Gonionemus vertens*) ein keilförmiges Stück aus dem Schirm herausgeschnitten (Fig. 132 *A*), so nähern sich die Wundflächen und verschmelzen miteinander, ohne daß anscheinend irgendwie beträchtliche Neubildungen erfolgen. Allerdings kann gerade in dem angegebenen Fall, in welchem das Manubrium mit entfernt wurde (Fig. 132 *A*) in einiger Zeit ein neuer Mundstiel gebildet werden. Zumeist scheint aber nur ein Schluß der Wunde und die Abrundung zu einem recht unvollständigen Ganzen ohne erhebliche Neubildungen vor sich zu gehen.

Beim Durchschneiden einer Meduse (Fig. 132 *B*), erfolgt die Regeneration in der Weise, daß die halbe Meduse nach geschehener Abrundung zwar das angeschnittene Manubrium und die verletzten

Tentakel ergänzt, im übrigen aber sich mit nur zwei (anstatt vier) Radiärkanälen behilft und auch keine neuen Tentakel bildet (Fig. 132 *C, D*). Auch Teilstücke von ein Viertel oder noch geringerem Umfange mit bloß einem oder einem nur teilweise erhaltenen Radiärkanal lassen sich auf diese Weise hervorbringen und sind existenzfähig. Morgan konnte die kleinen unvollständigen Medusen wochenlang am Leben erhalten; sie ernähren sich auch, scheinen aber keine wesentliche Ergänzung der verlorenen Teile mehr zu erfahren.

Im Freien aufgefundene Medusen mit allen möglichen Unregelmäßigkeiten in Zahl und Anordnung der Randtentakel und Radiärkanäle, abweichender Gestalt der Mundlappen und des Manubriums, dessen Vervielfältigung, wie die Vermehrung oder Verminderung der Gonaden lassen auf stattgehabte Verletzungen (durch Wellenschlag oder andere Ursachen) und deren regelmäßig erfolgte Ausheilung schließen (V. Neppi).

Eine Vervielfältigung der Magenschläuche in Verbindung mit einer Verdoppelung anderer Körperteile kann bei der (einigen Medusen eigenen) Teilung erfolgen; außerdem können ganz geringe Bezirke wie einzelne Randtentakel mit ihrer nächsten Umgebung zur Anlage einer neuen kleinen Meduse umgestaltet werden, die allmählich heranwächst und sich vervollständigt (Fig. 132 und 140 S. 182 und 194), um sich später von dem Muttertier abzulösen. Dieser natürliche Teilungsvorgang erinnert an das Verhalten der Polypen (*Hydra*), bei denen aus einem Tentakel mit nur ganz wenig umgebender Körpermasse durch künstliche Teilung ein neues Individuum gewonnen wird. Die betreffenden kraspedoten Medusen (*Niobia*) sind befähigt, auf diesem Wege eine große Zahl junger Medusen zu erzeugen (A. G. Mayer).

Siphonophoren

Es ist nicht zu bezweifeln, daß die Siphonophoren, bei denen die Monogonie eine so große Rolle spielt, ein weitgehendes Regenerationsvermögen besitzen, nur ist die Feststellung durch die Art ihrer Lebensführung sehr erschwert. Daß ihre Larven verlorene Teile zu ersetzen oder sich aus Teilstücken zu ergänzen vermögen, war schon den älteren Autoren bekannt.

Scyphomedusen

Bis zu einem gewissen Grade regenerationsfähig sind auch die Scyphomedusen, wie besonders aus Eimers älteren und den späteren Untersuchungen von C. W. Hargitt 1904, Driesch 1905

und Stockard 1908 hervorgeht, deren Objekte *Aurelia, Cyanea, Cassiopea* und *Rhizostoma pulmo* waren. Danach werden mehr oder weniger umfangreiche Partien des Schirmrandes, die recht tief in den Schirm hineinreichen können, mit Sinneskörpern und Randtentakeln ebenso wie auch die abgeschnittenen Mundtentakel neu gebildet. Jüngere Tiere erwiesen sich dabei bildungsfähiger als ältere.

Anthozoen

Bei den Anthozoen haben besonders die leicht zugänglichen und bequem zu haltenden Actinien als Versuchsobjekte gedient. Die Zahl der Autoren, die sich seit Dicquemares erfolgreichen Versuchen (1775) damit beschäftigten, ist eine zu große, als daß sie alle angeführt werden könnten; es sei nur auf einige dieser Untersuchungen (Andres 1882, Torrey 1898 und 1910, Parker 1899, E. B. Wilson 1903, A. P. Hazen 1903, C. W. Hahn 1905, Hammatt 1906, Moszkowski 1907, Bohn 1908, Rand 1909, Davis 1909 und 1919, Chester 1912, Hausding 1914, Landauer 1924), sowie auf die zielbewußt und nach bestimmten Richtungen angestellten Versuche von C. M. Child und von O. Carlgren hingewiesen. Ohne auf die dabei eine wichtige Rolle spielenden Regulationserscheinungen, sowie auf diejenigen der Regenerationsfähigkeit in verschiedenen Körperregionen näher einzugehen, sei hier nur festgestellt, daß der Länge nach durchschnittene Actinien nach Zusammenlegen der Wundränder und geschehener Wundheilung, sowie nach erfolgter Neubildung der Tentakel usw. wieder die Gestalt der Actinie annehmen, wobei von gewissen Unregelmäßigkeiten abgesehen werden kann. Ebenso ergänzen sich quer durchschnittene Actinien zu mehr oder weniger vollständigen Tieren und verhältnismäßig kleine Stücke, welche an verschiedenen Stellen des Körpers herausgeschnitten wurden, können ebenfalls neue Individuen liefern. Sogar abgeworfene Tentakel bilden (bei *Gonactinia* nach Okada 1926) an der Bruchstelle einen Regenerationskegel, an dem bald eine Mundöffnung mit umgebenden Tentakeln auftritt, so daß eine neue Aktinie daraus entsteht.

Wenn bei gewissen Formen wie bei *Cerianthus* (nach Childs eingehenden Untersuchungen) die Regenerationskraft der mehr nach dem Oralende gelegenen Teilstücke größer ist und gegen das aborale Ende mehr zurücktritt, während bei anderen Actinarien, so bei den echten Actinien, die Entwicklungsfähigkeit der aus der Nähe der Fußscheibe entnommenen Stücke eine noch sehr beträchtliche sein kann,

so ist dieses verschiedene Verhalten durch die differenten Organisationsverhältnisse der betreffenden Arten zu erklären. Von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Actinien ist gerade die große Bildungsfähigkeit der basalen Partien bekannt, von denen sich bei dem Vorgang der sogen. Laceration oder Fragmentation spontan kleine Teile abschnüren, die zu neuen Actinien heranwachsen (Fig. 139 S. 194). Der natürlichen kann also eine künstliche Laceration an die Seite gestellt werden, wie dies durch Carlgren (1902 bis 1919) geschieht. Die sich dabei äußerlich, besonders aber im Innern abspielenden Reparations- und Regulationsvorgänge sind sehr verwickelter Natur und scheinen nicht immer in Übereinstimmung mit denen der Ontogenie zu verlaufen, wie aus den Angaben der oben genannten Autoren zu entnehmen ist (Carlgren, Hausding 1914). Ähnlich liegen die Verhältnisse übrigens auch bei der natürlichen Teilung, wovon ebenfalls die Ergebnisse der sich eingehender damit beschäftigenden Autoren Zeugnis ablegen (D. W. Davis 1919).

Auf die infolge von Verletzungen hervorgerufene Produktion von Knospen bei Korallenpolypen (*Fungia fungites* nach den von H. Boschma angestellten Versuchen) soll erst bei Behandlung der Beziehungen zwischen Regeneration und Fortpflanzung (Kap. 6 S. 198) eingegangen werden.

Ctenophoren

Von den Rippenquallen wissen wir seit Chuns bekannten Versuchen an *Eucharis*, daß Bruchstücke früher Embryonalstadien sich zu Embryonen entwickeln können, die zwar nicht vollständig sind aber später sich doch bis zu einem gewissen Grade ergänzen und Individuen liefern, die von den ausgebildeten Tieren recht stark abweichen, aber dennoch in diesem Larvenzustand zur geschlechtlichen Fortpflanzung schreiten, eine von Chun als Dissogonie bezeichnete Erscheinung. Die Natur bewirkt dieses Experiment im Freien, indem durch den Wellenschlag die Blastomeren der Furchungsstadien getrennt und Halbembryonen erzeugt werden, die sich zu jenen Larven entwickeln. Diese machen unter Rückbildung der Geschlechtsorgane später eine Metamorphose durch, bei der die fehlenden Teile ersetzt werden.

Bei den ausgebildeten Ctenophoren hingegen scheint das Regenerationsvermögen stark zurückzutreten, denn die schon von Eimer (1880) an *Beroë* vorgenommenen Zerschneidungsversuche zeigten zwar, daß an den Teilstücken ein Wundverschluß eintritt und sie noch längere Zeit am Leben bleiben, aber eine irgendwie nennenswerte Neubildung von Teilen findet nicht statt.

In noch viel weitergehendem Maße als es durch Chun geschah, wurden die Ctenophoren-Eier später zu entwicklungsmechanischen Versuchen herangezogen (Driesch, Morgan, Fischel, Ziegler) und erwiesen eine bedeutende Entwicklungsfähigkeit der voneinander getrennten Teile der Furchungsstadien. Diesen Erscheinungen nachzugehen, ist hier natürlich nicht durchführbar und auch in keiner Weise beabsichtigt, denn es würde sich das gleiche in den einzelnen Tiergruppen wiederholen; es sei nur an die ungemein erfolgreichen Versuche mit der Entwicklung getrennter Blastomeren bei Hydromedusen und Echinodermen, Amphioxus, Amphibien und manchen anderen Tierformen erinnert Das Gebiet der Entwicklungsphysiologie mit seinen besonderen Problemstellungen und Untersuchungsmethoden bildet eben ein Gebiet für sich und muß als solches behandelt werden (man vgl. hierzu Kap. 19).

9. Poriferen

Es ist schon lange bekannt, daß sich Schwämme in Stücke zerschneiden lassen und diese sich ergänzen, um weiter fort zu leben. Lieberkühn beschrieb (1857), wie 6—11 mm lange, sehr dünne Stückchen von Spongilla, welche in geeigneter Weise aus dem Schwammkörper herausgeschnitten waren, in frischem Wasser aufbewahrt und von Zeit zu Zeit unter dem Mikroskop beobachtet wurden, die Unregelmäßigkeiten ausglichen, sich mit neuer Oberhaut bedeckten, Einströmungs- und Ausströmungsöffnungen erhielten, also offenbar ein neues Kanalsystem zur Ausbildung brachten und schließlich auch ein Oskularrohr aufsetzten. Ganz ähnliche Beobachtungen waren schon früher von Laurent (1844) angestellt worden und sie wurden später mit dem gleichen Erfolg mehrfach von Weltner (1893—1907) wiederholt. Er beschreibt kleine Spongillen, welche auf diese Weise erzielt wurden und schreibt der Tätigkeit der Archaeocyten eine wichtige Rolle dabei zu. Obwohl die bei der Regeneration sich vollziehenden Umbildungen im einzelnen nicht verfolgt werden konnten, wird man darüber kaum im Zweifel sein, daß eine Neubildung von Gewebe stattgefunden haben muß. Das dürfte auch für die von einer größeren Zahl Autoren daraufhin beobachteten Meeresschwämme gelten (Bowerbank 1857, O. Schmidt 1862, Allemand 1906, Cotte 1907/8, H. V. Wilson 1907, O. Maas 1910).

Besonders bekannt geworden, weil praktisch verwertet, sind die an *Euspongia* angestellten Versuche, welche darin bestehen, daß man Schwämme zerschnitt und die Stücke an geeigneten Stellen ins Meer versenkte (O. Schmidt, Allemand 1906), um sie später wieder herauszufischen und merkantil zu verwerten. Bedauerlicherweise scheinen diese Kulturversuche darunter zu leiden, daß die Regenerationsfähigkeit der Schwämme keine so weitgehende ist, wie man

sie ihnen bei ihrer verhältnismäßig niederen Organisationsstufe zuzuschreiben geneigt war (Allemand 1906, Cotte 1907/8, Maas 1910). Jedenfalls scheint die Regenerationsenergie keine große zu sein, doch kommt bei jenen nicht besonders erfolgreichen Kulturversuchen noch hinzu, daß es nicht leicht ist, den einzelnen Schwammstücken die für ihr Gedeihen günstigen Lebensbedingungen zu schaffen. Wenn Maas im Hinblick auf die geringen Erfolge jener Kulturversuche, sowie auf die von ihm selbst wie von anderen an Meeresschwämmen angestellten Regenerationsversuche von einer „Nichtregeneration" bei Spongien spricht, so bezieht sich dies auf die bei manchen Schwämmen und besonders bei den von ihm untersuchten Chondrosien vorhandene sehr geringe Regenerationskraft.

Bei Chondrosia läßt sich die Rinde leicht von dem Mark isolieren und während Stücke, die aus beiden bestehen, lebensfähig sind, ebenso wie nur aus Mark bestehende Stücke die Rinde neu bilden und weiter leben können, so ist dies mit den nur aus Rindensubstanz bestehenden Stücken nicht der Fall. Ein erhebliches Wachstum scheint aber allen Teilstücken nicht zuzukommen, weshalb sich Maas auf den Standpunkt der Nichtregeneration stellt und geneigt ist, diesen Mangel (der Weismannschen Auffassung folgend [vgl. S. 225]) daraus zu erklären, daß die betreffenden Schwämme und besonders die Chondrosien durch den Besitz ihrer zähen, fast unzerreißbaren Rinde gegen Angriffe sehr gut geschützt seien.

Nach der bisherigen Kenntnis der betreffenden Verhältnisse ist zu sagen, daß die Regenerationsfähigkeit der Poriferen im allgemeinen keine besonders große und jedenfalls keine so weitgehende zu sein scheint, wie man sie bei der verhältnismäßig niederen Organisationsstufe dieser Tiere und bei einem Vergleich mit dem Verhalten anderer, auf einer bereits höheren Organisationsstufe stehenden Tiere (Polypen, Planarien) zu erwarten geneigt war. Um so überraschender ist es dann, daß einzelne Elemente des Schwammkörpers in weitgehendstem Maße befähigt sind, die Neubildung des ganzen Tieres herbeizuführen. Unter dem Einfluß natürlicher oder künstlich hervorgerufener Bedingungen bilden sich im Schwammkörper rundliche aus einer gleichartigen Zellenmasse bestehende Ruhe- oder Dauerzustände (Reduktionskörper, Reduktien), aus denen unter günstigeren Verhältnissen ein neuer Schwamm hervorgehen kann (O. Maas 1906—1910, H. V. Wilson 1907, K. Müller 1911). Noch auffälliger erscheint die Fähigkeit zur Hervorbringung eines neuen Individuums aus isolierten und wieder zusammentretenden Zellenelementen, wie sie sich aus den Versuchen von H. V. Wilson an einem Monactinelliden (*Microciona*) und K. Müller an Spongilliden ergab, doch soll hierauf erst in anderem Zusammenhang eingegangen werden (Kap. 21).

6. Kapitel

Regeneration und Fortpflanzung

1. Die Bedeutung der Regeneration für die Teilung und Knospung

Die auf dem Wege der Teilung verlaufende ungeschlechtliche Fortpflanzung ist mit Regenerationsvorgängen untrennbar verbunden, weshalb sie bei der Behandlung des Vorkommens der Regeneration (im vorhergehenden Kapitel) nicht unberücksichtigt bleiben konnte. Die Teilung geht in die Knospung über, wie schon daraus ersichtlich ist, daß gewisse Teilungsvorgänge (bei Coelenteraten, Würmern, besonders Anneliden und Tunicaten) von ihren Beobachtern als Knospung angesehen werden. Für sie gilt zwar hinsichtlich der Beziehungen zur Regeneration dasselbe, aber die hier sich abspielenden Regenerationsvorgänge verlaufen doch schon mehr unter dem Bild allgemeiner Entwicklungserscheinungen und dies ist in noch höherem Maße bei der eigentlichen Knospung der Fall.

Bei der echten Knospung sind es engbegrenzte Teile eines Muttertiers, welche die Anlage einer Knospe bilden. Die Anlage selbst ist von geringem Umfang und völlig ohne Differenzierung im Hinblick auf das aus ihr hervorgehende Individuum. Dessen Organisation wird erst erlangt durch Vorgänge, die denjenigen der Embryonalentwicklung sehr ähnlich sind. Dabei handelt es sich also nicht um Teile, die verloren gingen und ersetzt werden müssen, sondern um Neubildungen aus indifferenten Anlagen. Insofern läßt sich bei der echten Knospung von Regenerationsvorgängen nicht sprechen, wenn dies auch nicht selten von seiten der betr. Autoren geschieht.

Bei der Teilung hingegen kennzeichnen sich die Entwicklungsvorgänge als solche, die zum Ersatz und zur Neubildung der dem betr. Teilstück fehlenden Körperpartien dienen. Diese Regenerationsvorgänge können einen solchen Umfang annehmen, daß sie direkt zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung führen, denn unter Umständen ist es kaum zu unterscheiden, ob es sich um einen freiwilligen Zerfall in Teilstücke mit nachfolgender vollständiger Regeneration (Auto-

tomie) oder um einen Akt ungeschlechtlicher Fortpflanzung handelt. Bekannte, auch vorher schon erwähnte Beispiele dafür sind die sich von der Scheibe ablösenden Seesternarme, welche die fehlenden Teile, d. h. eine neue Scheibe mit der entsprechenden Anzahl Armen zur Ausbildung bringen, also schließlich wieder ganze Seesterne liefern (Fig. 123 und 124 S. 163). Einen derartigen Zerfall in zwei oder mehrere Teilstücke lernten wir ferner bei den Planarien (Fig. 126 S. 170) und limikolen Oligochaeten (*Lumbriculus* S. 174) kennen. In diesen und anderen Fällen werden die durch freiwillige Ablösung (Autotomie) entstandenen Teilstücke zu vollständigen Individuen und der Vorgang unterscheidet sich kaum von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung mit nachfolgender Regeneration (Architomie), wie sie uns in besonders klarer Weise von dem marinen Anneliden *Ctenodrilus* bekannt ist.

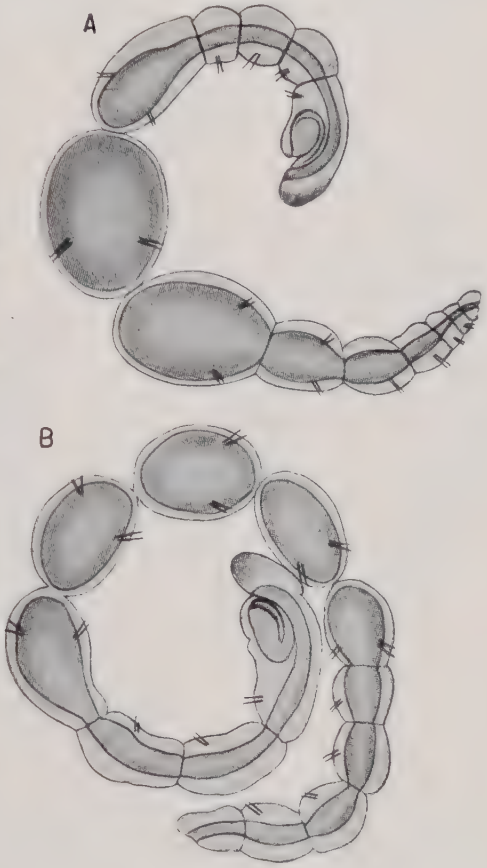


Fig. 133. *Ctenodrilus monostylos*, *A* in Zweiteilung und Abschnürung eines mittleren Segmentes, *B* Abschnürung mehrerer mittlerer Segmente (Original)

Ctenodrilus monostylos ist in der Lage, sich ohne weitere ersichtliche Vorbereitung in zwei ungefähr gleichgroße Teilstücke zu zerlegen, die ihr Vorder- oder Hinterende neubilden und dadurch zu ganzen Würmern werden. Es kann aber auch ein Zerfall in mehrere aus einigen oder gar nur einem Segment bestehende Teilstücke eintreten (Fig. 133 *A* und *B*), die dann ebenfalls die fehlenden Teile zu ergänzen und zu einem vollständigen Wurm heranzuwachsen vermögen

Fig. 134 *A*, *B* und *C*—*F*). Die Zerlegnng des Wurmes in eine Anzahl sich wieder ergänzende Teilstücke ist sowohl als natürlicher Vorgang zu beobachten, wie auch auf experimentellem Wege herbeizuführen. Auch bei anderen *Ctenodrilus*-Arten ist der Zerfall des Körpers in Teilstücke ein sehr weitgehender, doch pflegen sich bei ihnen schon vorher die Teilungsregionen, die sog. „Knospungszonen"

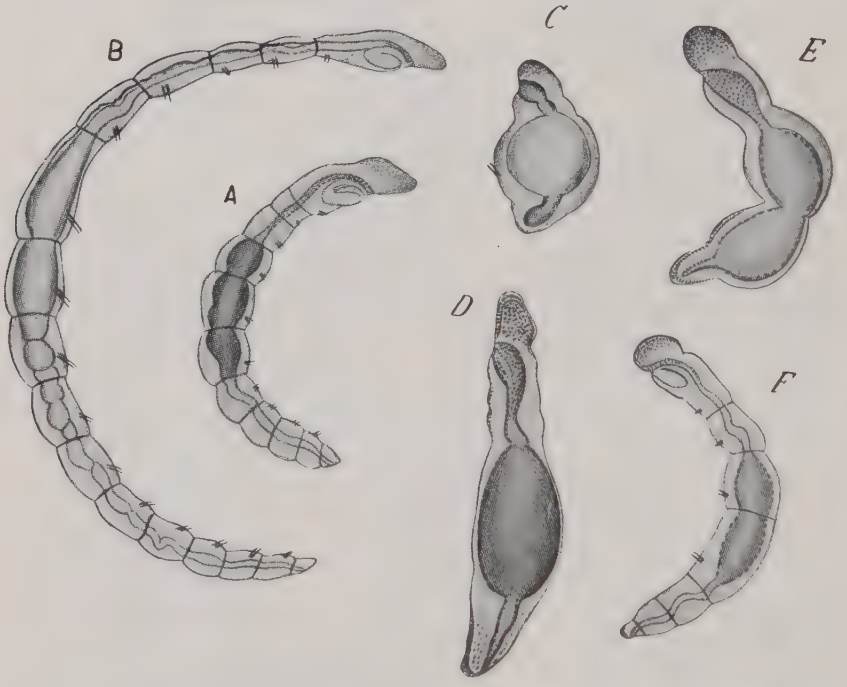


Fig. 134. *Ctenodrilus monostylos*, *A* dreisegmentiges Teilstück in Ausbildung des Vorder- und Hinterendes, *B* ein junger, durch Neubildung des Vorder- und Hinterendes aus einem mehrsegmentigen Teilstück hervorgegangener Wurm, *C* und *D* einsegmentige Teilstücke in Ausbildung des Vorder- und Hinterendes, *E* und *F* zweisegmentige Teilstücke in frühem und etwas späterem Stadium zur Ausbildung des Wurmes (Original)

herauszubilden, an denen nachher die Zerlegung erfolgt (Teilung mit vorhergehender Regeneration, Paratomie).

Die Teilungszonen folgen bei *Ct. serratus* segmentweise aufeinander (Fig. 135 *A*), so daß jedes Zooid aus einem Teil des Stammtieres hervorgeht, der in Länge und Masse einem Segment entspricht, allerdings von zwei aufeinanderfolgenden Segmenten geliefert wird, indem der Kopfteil aus der hinteren Hälfte eines Körperrings, der Schwanzteil jedoch aus der vorderen Hälfte des darauf

folgenden Segments entsteht. Nur das vorderste und hinterste Zooid bestehen schon in der Anlage aus mehreren Segmenten des Stammtieres, indem die Teilungszonen nicht soweit nach vorn und hinten reichen (Fig. 135 *A* und *B*). Die Teilstücke erlangen bereits eine Gliederung, wenn sie noch im Zusammenhang miteinander stehen. Mit Ausnahme des vorderen und hinteren Zooids haben die anderen sowohl das Vorder- wie Hinterende neu zu bilden (Fig. 135 *B*). Haben sie eine gewisse Ausbildung erlangt, so erfolgt an den Teilungsstellen die Durchschnürung und die Kette löst sich in die einzelnen Teilstücke auf. Diese zeigen sofort nach der Trennung Bewegungsfähigkeit und verlassen alsbald den Ort, wo der Zerfall der Kette erfolgte. Die Zahl der aus einem Wurm entstehenden Teilstücke ist wechselnd. Wie bei der Architomie des *Ct. monostylos* kann eine Zerteilung in nur zwei Hälften, aber auch eine solche in 3, 4, 5, 6 und noch mehr Teilstücke erfolgen (v. Kennel, Peters 1923).

Fig. 135. *Ctenodrilus serratus*, *A* mit 4 Teilungszonen, *B* in weit vorgeschrittenem Teilungszustand (nach N. Peters)

Auf recht ähnliche Weise, nur mit gewissen, der verschiedenartigen Organisation entsprechenden Abänderungen, vollzieht sich die Anlage der neuzubildenden Teile bei der Paratomie anderer Anneliden (Polychaeten und Oligochaeten), bei denen ebenfalls eine Zerlegung in 2, aber auch in eine größere Zahl, bis zu 20, 30 Zooiden erfolgen kann. Die Reihenfolge, in welcher die Anlage der neuen Organe (Teilungszonen) und dementsprechend die Durchteilung erfolgt, ist bei den einzelnen Arten verschieden und unterliegt gewissen Ge-

setzen, auf die hier nicht eingegangen werden kann (vgl. Korschelt und Heider, Lehrb. Entw.-Gesch. Allg. Teil, 9. Kap., Ungeschl. Fortpflanzung S. 603).

Werden Teilstücke aus einer sog. Knospungszone herausgeschnitten, die aus je einem Segment des in Anlage begriffenen vorderen und des darauf folgenden (hinteren) Zooids bestehen (Fig. 136 *B*), so wird der mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung verbundene Regenerationsprozeß fortgesetzt und es kommen alsbald zwei entsprechend kleinere mit Kopf und Aftersegment versehene Individuen zur Ausbildung (Fig. 136 *B*, Consoli 1923).

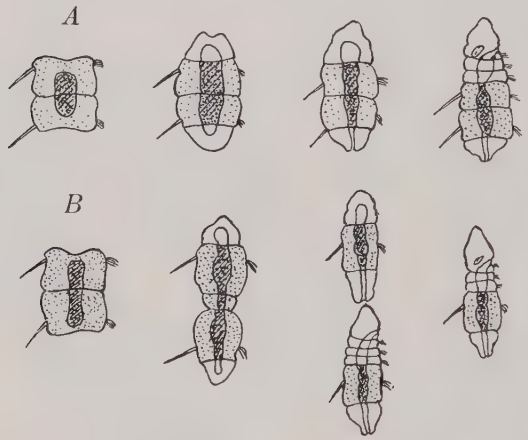


Fig. 136. Zweisegmentiges Teilstück von *Naïs elinguis*, *A* ungefähr aus der Körpermitte, *B* aus einer Teilungs- (sogen. Knospungs-) Zone in Neubildung des Kopf- und Schwanzendes begriffen (nach L. Consoli 1923)

Ähnlich wie bei den limikolen Oligochaeten hinsichtlich der mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung verbundenen Regenerationsvorgänge liegen die Verhältnisse bei den (rhabdocölen) Turbellarien, deren Teilung ebenfalls eine ausgesprochene Paratomie ist. Das Auftreten von Wucherungszonen und der aus ihnen hervorgehenden Organe (Augen, Ganglien, Wimpergruben, Mund, Pharynx usw.) zeigt den Beginn der Teilung an (Fig. 137), die auch hier zur Bildung von Ketten führt, welche (bei *Microstomum*) bis zu 18 Zooide umfassen können.

Die dem eigentlichen Teilungsvorgang vorangehende Anlage der neuen Organe, also eine Paratomie, wird auch bei niederstehenden Tieren gefunden. Dahin würde die schon vorher erwähnte Teilung der Medusen dann zu rechnen sein, wenn bei beschleunigter Teilung einzelne Organe, wie die Mundstiele, schon vorher auftreten, jedenfalls aber die Strobilation der Scyphomedusen, wenn auch bei ihr andere Organe zur Anlage kommen, als sie das Ausgangstier besaß. Durchaus unter dem Bild der Paratomie verläuft die Querteilung der *Gonactinia prolifera* (Fig. 138), bei der als Zeichen des Beginns

der Teilung ein Kranz kleiner knospenartiger Hervorragungen auftritt, die Anlage des neuen Tentakelkranzes, über welchem dann eine Einschnürung erfolgt, die allmählich zur Ablösung des oberen Teilstücks führt, wenn nicht an diesem derselbe Vorgang abermals eintritt (Fig. 138) und somit eine Art Strobila oder eine kurze Kette mehrerer Individuen gebildet wird, wie wir sie vorher von den Würmern kennen lernten. Das obere Individuum hat die Fußscheibe neu zu bilden, das untere hingegen Mundscheibe und Schlundrohr zu liefern, während dem mittleren Individuum sowohl die Neubildung der oberen wie unteren Teile obliegt. Die Verhältnisse sind also ungefähr entsprechend denjenigen bei

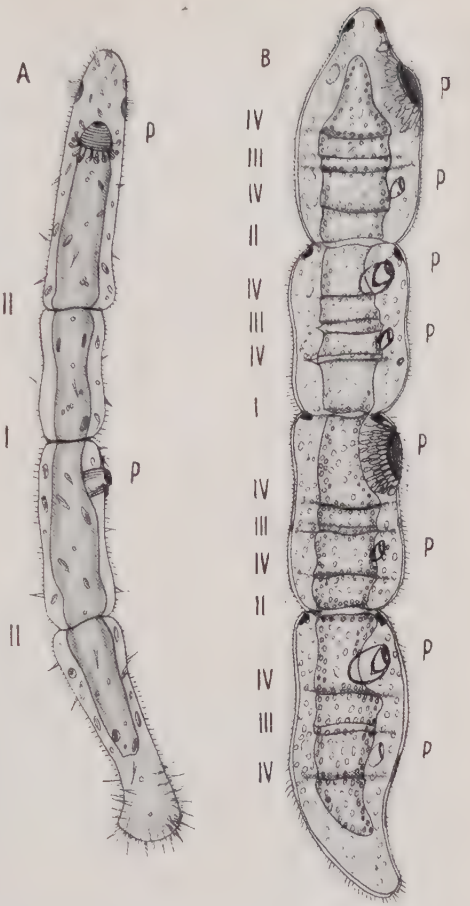


Fig. 137. *A Stenostomum Sieboldi*. *B Microstomum lineare* in Teilung, *I—IV* Teilungszonen 1.—4. Ordnung, *p* Pharynx (nach L. v. Graff)

Fig. 138
Gonactina prolifera in wiederholter Querteilung (nach Carlgren)

der Paratomie anderer Tiere, besonders der Turbellarien und Anneliden.

Bei der Querteilung sowohl wie bei der Längsteilung kann es dazu kommen, daß die Teilstücke gegenüber dem Umfang des Stammtieres sehr klein werden und infolgedessen eine immer größere Masse zu ersetzen haben. Das tritt uns bei vielen der sich durch Teilung fortpflanzenden Tiere, von den Tunicaten bis hinab zu

den Coelenteraten entgegen; es sei nur an die als Fragmentation oder Lazeration bezeichnete Ablösung kleinster Teilstücke vom Körper erinnert, wie sie von den Hydroidpolypen und Actinien bekannt ist (Fig. 139). Diese sehr kleinen Teilstücke erlangen ähnlich wie bei der Knospung erst durch umgestaltende Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge Gestalt und Umfang des Stammtieres.

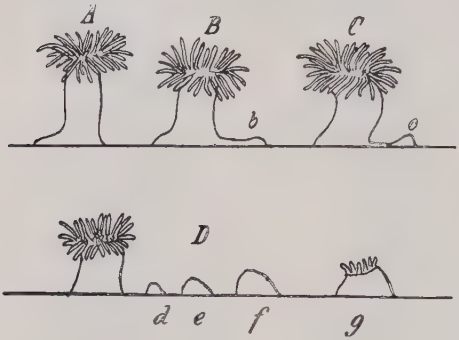


Fig. 139. Abschnürung eines basalen Teilstückes (Lazeration), *b—g* die Ablösungs- und Ausbildungsstufen (nach Andres)

In anderer Weise, aber mit ähnlichem Ergebnis kann sich ein solcher Teilungsvorgang bei den Medusen vollziehen. Von deren Fähigkeit zur Längsteilung war schon vorher (S. 183) die Rede. Eine Meduse kann bei der

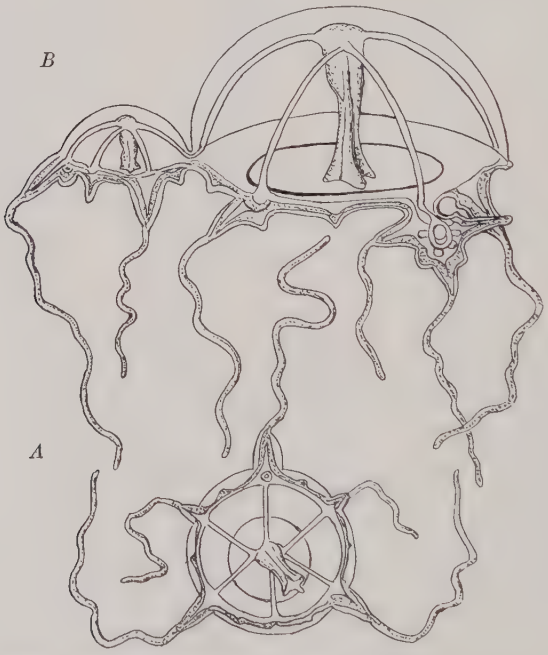


Fig. 140. *Niobia dendrotentaculata*, *A* junge kürzlich abgelöste Meduse mit einigen längeren Tentakeln und bereits wieder verdickten Randbulben, *B* etwas ältere Meduse mit verschiedenen Ausbildungszuständen der von den Randtentakeln aus entstehenden Medusen (nach A. G. Mayer)

Teilung in zwei oder mehr annähernd gleiche Teilstücke zerfallen, doch gibt es Medusen, die sich darin ganz anders verhalten, indem nur noch sehr unbeträchtliche Teile des Schirmrandes zur Bildung einer Meduse verwendet werden. Dies geschieht so, daß die Tentakelbasis anschwillt und daraus unter Mitverwendung des Tentakels durch Umformung vorhandener und Neubildung anderer Teile die junge Meduse entsteht (Fig. 140). Hier sind die zur Ausbildung des Tieres notwendigen Neubildungsvorgänge ungemein weitgehender Natur und man gelangt abermals an die Grenze zwischen Teilungs- und Knospungsvorgängen, nur daß hier unbedingt schon vorhandene Teile, wie die Randtentakel des Stammtieres in das neue Individuum noch hinüber genommen werden.

Wenn die auf dem Wege der ungeschlechtlichen Fortpflanzung entstandenen Individuen nicht wie zumeist bei der Knospung mit dem Muttertier und unter sich vereinigt bleiben, um einen Tierstock zu bilden, wie wir ihn von den Schwämmen, Hydroidpolypen, Korallen, Bryozen und Tunicaten kennen, so pflegen sie sich in einem Zustand abzulösen, in welchem sie zwar unter Umständen noch wenig entwickelt, aber jedenfalls existenzfähig und bereits in der Lage sind, sich selbständig zu bewegen und nach Verlauf einiger Zeit zu eigener Ernährung zu schreiten. Damit kommen wir zu dem auf dem Wege großer Regenerationsfähigkeit entstehenden Zerfall des Körpers in Teilstücke zurück, der nicht als eigentliche Fortpflanzung zu bewerten ist und ihr doch recht nahe kommt. Wenn die von der Scheibe abgelösten Seesternarme, die Teilstücke einer Holothurie, eines Anneliden oder einer Planarie sich ergänzen und zum vollständigen Tier heranwachsen, um sich dann auf geschlechtlichem Wege fortzupflanzen, so ist dieses Verhalten tatsächlich von einem Teilungsakt kaum zu unterscheiden.

Die Architomie des *Ctenodrilus* wird unbedenklich als Fortpflanzungsakt angesehen; bei dem doch recht ähnlichen Zerfall des *Lumbriculus* in eine Anzahl Teilstücke ist man weniger geneigt oder doch zweifelhaft, ob man ihn zu den Fortpflanzungserscheinungen zu rechnen hat. Im einen wie im anderen Fall sind nahestehende Arten durch den Besitz der Paratomie ausgezeichnet, die als Fortpflanzung anzunehmen, man kein Bedenken tragen wird. Neue vollständige Individuen entstehen auf dem einen wie auf dem anderen Wege und daran zu zweifeln, daß sie später die Befähigung zur geschlechtlichen Fortpflanzung erlangen können, liegt kein Grund

vor. Also führen die mit dem spontanen Zerfall verbundenen Regenerationserscheinungen zu der ungeschlechtlichen Fortpflanzung hinüber, wie es andererseits möglich ist, auf experimentellem Wege gewonnene Teilstücke verschiedener Tiere zu vollständigen Individuen heranzuziehen, denen zur geschlechtlichen Betätigung nichts fehlt, falls sie neue Gonaden zu erzeugen vermögen. Auf den letzteren Punkt ist noch besonders einzugehen.

2. Die Einwirkung regenerativer auf Fortpflanzungvorgänge

Bei dem Verhalten von Regenerations- zu Propagationsprozessen ist zu unterscheiden, ob es sich um ungeschlechtliche oder geschlechtliche Fortpflanzung handelt. Im ersteren Fall ist zu beachten, ob beim Verlust von Körperteilen die eintretende Regeneration den

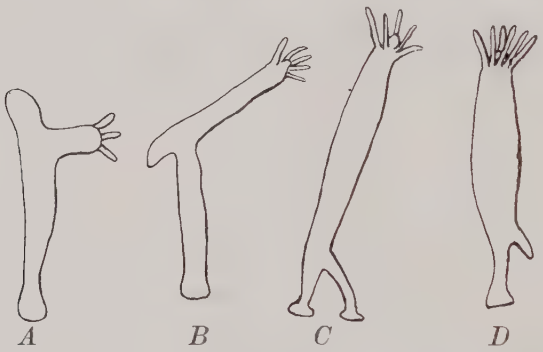


Fig. 141. *A—D Hydra* mit abgeschnittenem Kopfende und Knospe, mit deren weiterer Ausbildung unter Rückbildung des Muttertieres (nach W. Goetsch)

Fortgang der Teilung und Knospung beeinflußt oder ob dies nicht geschieht und umgekehrt die Regeneration behindert wird.

Als besonders geeignete Objekte auch für derartige Versuche haben sich wieder die Süßwasserpolypen erwiesen. Wird einer *Hydra* mit junger Knospenanlage oberhalb von dieser der Kopfteil abgeschnitten, so tritt keine Regeneration des Muttertieres ein, vielmehr vergrößert sich die Knospe und bildet sogar ein neues Fußende, daß sich anheftet, so daß zeitweise zwei Fußenden vorhanden sind (Fig. 141 *A—C*). Das eine davon wird jedoch bald zurückgebildet, ebenso wie der übrige Körper des Stammtieres allmählich zugunsten des sich heranbildenden Tieres immer mehr zurücktritt und von diesem verarbeitet wird (Fig. 141 *B* und *D*, W. Goetsch 1917 und 1925).

Hier unterliegt also die Regeneration durchaus gegen die ungeschlechtliche Fortpflanzung und das ist auch sonst zu beobachten, z. B. wenn ein mit Knospenanlagen versehenes Stück etwa aus der Körpermitte des Polypen herausgeschnitten wird. Dann kommt eine Reparation dieses Stückes gar nicht in Betracht, sondern die beiden Knospen wachsen heran (Fig. 142 *A* und *B*), wobei der Körperrest des Muttertieres in sie aufgenommen und von ihnen aufgebraucht wird, bis sie sich schließlich voneinander trennen (Goetsch 1917).

Wenn in derartigen Fällen durch den Verlust wesentlicher Teile des Muttertieres die wahre Ausbildung der Knospen anscheinend in keiner Weise gestört, vielmehr die Regeneration des Muttertieres unterdrückt wird und dieses selbst in den Sprößlingen aufgeht, so besteht andererseits die Möglichkeit der Knospenausbildung bei Erhaltenbleiben und Wiederherstellung des Muttertieres, wie aus den Versuchen von E. Boecker (1921) zu entnehmen ist. Besondere Zustände der Versuchstiere und ihre Lebensbedingungen mögen dabei eine ausschlaggebende Rolle spielen.

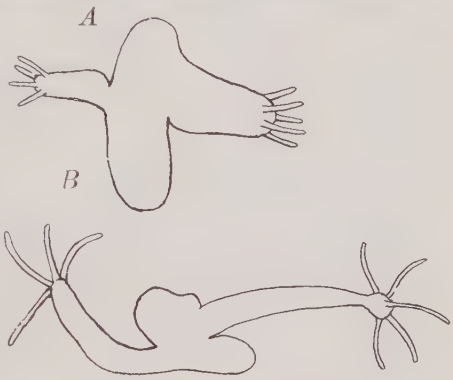


Fig. 142. *A* und *B* Mittelstück einer *Hydra* mit zwei Knospen und deren weiterer Ausbildung (nach W. Goetsch)

Jedenfalls bedarf das Verhalten der Regeneration zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung und deren bzw. die gegenseitige Beeinflussung in den einzelnen Fällen einer genaueren Prüfung und allgemeine Schlüsse lassen sich einstweilen nicht ziehen. Dies geht auch aus dem Verhalten anderer Versuchsobjekte hervor. So ergab sich aus den Untersuchungen von Stolte (1923) an Naïden, daß die regenerativen Prozesse (nach Verlust bestimmter Körperteile) zwar die Teilungsvorgänge (Anlage und Ausbildung der sog. Knospungszonen) verzögern, nicht aber verhindern, was nur durch Nahrungsentzug und Altern geschieht.

Andererseits zeigen die in konsequenter Weise von M. Hartmann (1922) durchgeführten Versuche, daß bei *Stenostomum leucops* durch immer von neuem vorgenommene Entfernung eines Körperteils und die damit verbundene Regeneration die ungeschlechtliche Fortpflanzung verhindert wird. Dies geschah durch 13 Monate hindurch, in welcher Zeit bei anderen Individuen desselben Stammes nicht weniger als 41 Teilungen auftraten. Die Fortpflanzung war

also ausgeschaltet und die verjüngende Wirkung, die man ihr zuzuschreiben geneigt ist, wird durch die andauernde „Verkleinerung des biologischen Systems“ ersetzt. Die Tiere waren bei diesen Versuchen die lange Zeit ohne Schädigung am Wachstum erhalten worden; sich selbst überlassen kehrten sie zu der sonst von ihnen geübten Fortpflanzung durch Teilung zurück.

Ungefähr nach demselben Prinzip verfuhr W. Goetsch (1921) mit Süßwasserpolypen, denen in andauernd wiederholten Versuchen die Fußscheibe abgetrennt wurde und die auf solche Weise zur fortwährenden Lieferung von Regenerationsmaterial veranlaßt, monatelang am Hervorbringen von Knospen, also an der Ausübung der anderenfalls mit Sicherheit eintretenden ungeschlechtlichen Fortpflanzung gehindert wurden. Dagegen hat das Abschneiden des Kopfes bei Planarien (allerdings nicht bei allen) eine Vermehrung der Teilungen zur Folge (nach Vandel 1921). Offenbar kommen bei diesen Vorgängen verschiedene Faktoren in Betracht, die einer besseren Aufklärung bedürfen.

Eine Auslösung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Regenerationsvorgänge scheint auch bei anderen Tieren vorzukommen. Obwohl mit der ganzen Fragestellung der zuletzt besprochenen Versuche nicht recht vergleichbar, dürfen andere nicht unerwähnt bleiben, die an Korallen ausgeführt wurden und bei denen die Zerstörung von Gewebsteilen vielmehr eine die ungeschlechtliche Fortpflanzung auslösende Wirkung hervorbrachte. Wenn H. Boschma (1923) bei *Fungia fungites* durch Einklemmen von Glaserkittstücken inmitten der Mundfläche eine teilweise Zerstörung des umliegenden Gewebes veranlaßte, so reagierten die (in die Tiefe versenkten und nach Verlauf von mehreren Monaten wieder heraufgeholten) Individuen durch Knospenbildung darauf. Jüngere und ältere, d. h. kleinere und größere Knospen zeigten sich im Gegensatz zu anderen, nicht derartig behandelten Individuen über einen Teil der Scheibe verteilt, wie aus den von Boschma gegebenen Abbildungen zu entnehmen ist.

Die Beziehungen von Regenerationsprozessen zur geschlechtlichen Fortpflanzung sind vielleicht noch einleuchtender, denn es liegt auf der Hand, daß die durch den Verlust erheblicher Körperteile geschädigten und zu deren Ersatz genötigten Tiere an der Produktion oder weiteren Ausbildung von Keimzellen sehr gehindert sein werden. Auch dafür liefern die Hydren ein überzeugendes Beispiel. Wird ein mit männlichen Geschlechtsorganen besetzter Polyp durchschnitten (Fig. 143 *A*), so tritt sowohl im vorderen wie hinteren Teilstück eine Reduktion der Hoden ein und an ihrer Stelle werden die dort fehlenden Teile, am Vorderende des hinteren Teilstücks z. B. die Tentakel gebildet (Fig. 143 *B*—*F*). Das durch Rückbildung der Hoden verfügbar werdende Material wird zum Aufbau der neuen

Teile verwendet (Goetsch 1917 und 1925). Auch die weiblichen Keimzellen können im Gefolge von Regenerationsprozessen zurückgebildet werden, doch nicht in soweitgehendem Maße, d. h. bei weitervorgeschrittener Eibildung ist diese durch Abschneiden des vorderen Körperteils nicht mehr zurückzudämmen, sie behauptet dann das Übergewicht über die Regeneration. Ist das Ovarium jedoch noch klein, so erfährt es eine Rückbildung wie die Hoden im weit vorgeschrittenen Ausbildungszustand.

Rückbildung der Hoden und Dotterstücke zur Verwendung ihres Zellenmaterials beim Wiederaufbau der verlorenen Teile beschrieb

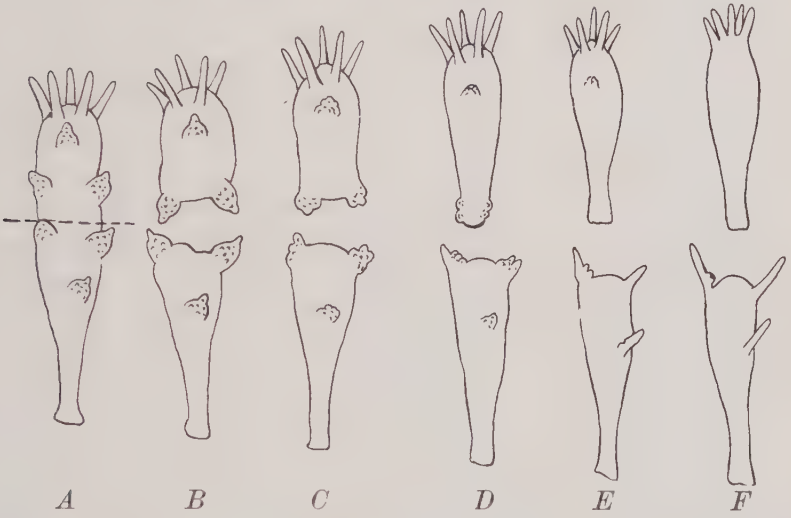


Fig. 143. *A—F* eine mit Hoden besetzte, in der Mitte durchschnittene *Hydra*, deren Hoden unter dem Einfluß der Regeneration zurückgebildet werden (nach W. Goetsch 1925)

auch P. Steinmann (1908) für die Regeneration des Darmsystems bei den Planarien. Diese Vorgänge erinnern an diejenigen bei andauerndem Hungern widerstandsfähiger Tiere, z. B. gerade auch der Planarien, bei denen ebenfalls die für die Lebensfristung nicht unbedingt nötigen Fortpflanzungsorgane als Folge der Hungerwirkung zum Schwinden gebracht wurden (man vgl. hierzu Kap. 13, 5).

3. Regeneration und Keimzellenersatz

Im Hinblick auf die Beziehungen der Keimzellen zum Soma ganz im allgemeinen erschien es von besonderer Bedeutung, in Erfahrung zu bringen, wie es sich mit der Herstellungsmöglichkeit der

Gonaden nach ihrer vollständigen Entfernung verhält. Diese hat bei den höheren Tieren bekanntermaßen den dauernden Verlust und die Erscheinungen der Kastration zur Folge, doch lassen sich bei niederstehenderen Tieren auf dem Wege des Entfernens umfangreicher Körperteile und deren Wiederherstellung andere Ergebnisse erzielen. Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung das Verhalten der Oligochaeten.

Bei den Oligochaeten nehmen die Genitalorgane eine bestimmte Region des vorderen Körperabschnittes ein, so bei den Lumbriciden das 9. bis 15. Segment. Da die vorderen Segmente jedoch im allgemeinen nicht oder doch nur zum geringen Teil wiederhergestellt werden (Kap. 5 S. 168), so erwies sich der Ersatz der die Genitalregion umfassenden Körperringe als undurchführbar. Doch gibt es davon Ausnahmen, wie die mit *Criodrilus lacuum* angestellten Versuche zeigen (Janda, Tirala).

Wenn dem *Criodrilus* 17—30 Vordersegmente abgeschnitten werden, so ist er befähigt, eine ungefähr entsprechende Zahl, bis zu 25 Segmenten und damit die auch bei ihm das 9. bis 15. Segment einnehmende Genitalregion neuzubilden. Schon nach einem Monat treten am unteren Rand der regenerierten Dissepimente als peritoneale Wucherungen die Anlagen der Gonaden auf und ihnen folgen bald diejenigen der ebenfalls vom Peritoneum herstammenden Wimpertrichter und Samenleiter, sowie die übrigen Teile des Genitalapparates. Im ganzen werden dessen gewöhnliche Bestandteile wieder hergestellt, nur geschieht es in einer recht unregelmäßigen Weise hinsichtlich des Vorhandenseins und der Lage der einzelnen Organe, indem diese an Stellen liegen, wohin sie nicht gehören, und in größerer Zahl auftreten, wie es für die Ovarien gilt, die außerdem die dann fehlenden Hoden verdrängen können. Der regenerierte Geschlechtsapparat zeigt somit gegenüber dem normalen eine große Variabilität, wie dies von Janda durch eingehende Untersuchungen ermittelt wurde. Auf Grund neuerer Untersuchungen weist Janda (1926) noch besonders darauf hin, daß bei der Regeneration des Vorderendes von *Criodrilus* die Zahl der regenerierten weiblichen Organe auf Kosten der männlichen stark zunimmt, so daß auch dadurch eine Veränderung des ursprünglich hermaphroditischen Geschlechtscharakters zugunsten des weiblichen Geschlechts erfolgt. Das Hinneigen zu überwiegender weiblicher Ausbildung gibt sich außerdem durch das Auftreten von Eizellen in den Hoden zu erkennen, so daß diese geradezu als Zwitterdrüsen erscheinen. Schließ-

lich kommt es zur Ausbildung von „reinen Weibchen", während „reine Männchen" niemals auftreten.

Die Veränderung des Geschlechtes kann sowohl bei jungen wie bei alten Würmern erzielt werden. Besonders hervorzuheben ist, daß sich der so ungewöhnlich entwickelte Genitalapparat des *Criodrilus* funktionsfähig erweist, denn Janda (1926) erhielt von seinen Würmern drei Jahre nach der Operation vier große Kokons, in denen lebensfähige Embryonen zur Entwicklung gelangten.

Die Möglichkeit der Regeneration des Geschlechtsapparates und besonders der Gonaden findet ihre Bestätigung durch die an dem limikolen Oligochaeten *Rhynchelmis limosella* ausgeführten Versuche (Janda 1924). Sie sind deshalb bemerkenswert, weil dieser Wurm im Gegensatz zu *Criodrilus* und in größerer Übereinstimmung mit anderen Oligochaeten eine geringere Regenerationsfähigkeit des Vorderendes zeigt. Werden ihm 12 bis 16 vordere Körperringe genommen, so vermag er im günstigsten Falle nur 6 — 7 Segmente neu zu bilden. Obwohl nun auch hier der Genitalapparat weiter (vom 5. Segment) nach hinten liegt (Fig. 144 *A*), wird er dennoch neu gebildet und in der geringen Zahl der regenerierten Vordersegmente (3. — 7. Segment, Fig. 144 *B*) untergebracht. Wie man sieht, sind die einzelnen Bestandteile des hermaphroditischen Apparates, besonders die männ-

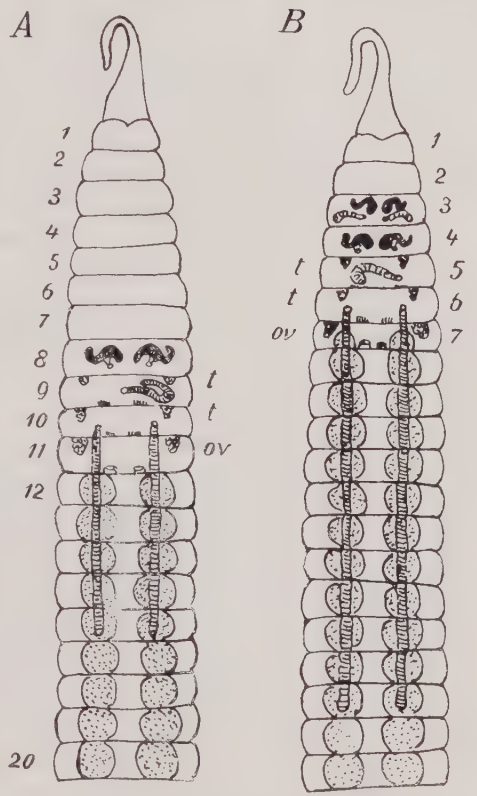


Fig. 144. Vorderende von *Rhynchelmis limosella*, *A* mit dem normalen Geschlechtsapparat, *B* nach Entfernen des Vorderendes mit sieben neugebildeten Segmenten und dem darin enthaltenen Genitalapparat. *ov* Segment mit Ovarien. *t* Segmente mit Hoden (nach V. Janda 1924)

lichen und weiblichen Gonaden, in typischer Ausbildung vorhanden (Fig. 144). Die Vermutung liegt nahe, daß die Keimzellen aus indifferenten Zellen embryonalen Charakters hervorgehen, wie sie aus der Regeneration auch anderer Organe der Anneliden als Neoblasten bekannt sind (vgl. Kap. 10).

Die „Mutterzellen" der regenerierten Gonaden müssen offenbar als „latente Geschlechtszellen", wie Janda (1926) auf Grund seiner fortgesetzten Untersuchungen an *Criodrilus* sagt, außerhalb der Genitalregion vorhanden sein, konnte doch diese auch aus entfernteren Teilen des Wurmes wiederhergestellt werden. Das geschieht von den hinteren Körperpartien aus und von solchen, die ihrerseits bereits durch Regeneration entstanden waren, wie auch zu mehreren Malen nacheinander. Kleine, aus verhältnismäßig wenigen Segmenten bestehende Teilstücke sind ebenfalls dazu befähigt, auf welche Vorgänge später noch einzugehen sein wird (Kap. 21). Von den somatischen Zellen konnten die Neubildungszellen der Gonaden einstweilen nicht unterschieden werden.

Wie bei *Criodrilus* ist auch bei *Rhynchelmis* eine gewisse, wenn auch nicht so weitgehende Variabilität des regenerierten Geschlechtsapparates durch überzählige Bildungen oder durch Vereinfachungen festzustellen, eine bei Regeneration auch sonst recht verbreitete Erscheinung. Da ähnliche Anomalien des Genitalapparates (durch Mrazek und andere Beobachter) bei frei lebenden Stücken des verwandten *Lumbriculus* aufgefunden wurden, so liegt die Vermutung um so näher, daß es sich bei diesen Individuen um solche handelt, die durch spontanen Zerfall und Regeneration zustande kamen (vgl. oben S. 171). —

Andere Oligochaeten werden vermutlich bei genauer Beobachtung ähnliche Erscheinungen aufweisen; jedenfalls vermag auch *Stylaria* (*Naïs*) *lacustris* nach Verlust der zehn und mehr vorderen Segmente die in diesem Abschnitt enthaltenen Geschlechtsorgane unter Umständen vollständig neu zu bilden (W. Lipps 1920), wie dies auch aus den Angaben von K. Ortmann (1921) hervorgeht.

Während nach den an Oligochaeten ausgeführten Untersuchungen anzunehmen ist, daß die Keimzellen aus indifferenten Zellen neu entstehen, soll das bei den daraufhin untersuchten Polychaeten (*Phyllodoce, Nereïs, Nerine* und anderen Spioniden) nicht der Fall sein. Nach der von Iwanow gegebenen und durch Nusbaum bestätigten Darstellung treten beim Beginn der Regeneration junge

Keimzellen aus den Gonaden heraus, um längs des Bauchgefäßes oder in anderen geeigneten Bahnen weiterzuwandern. So werden reihen- oder gruppenweise angeordnete Keimzellen bei fortschreitender Regeneration gefunden. Diese Keimzellgruppen erfahren dann eine weitere Verschiebung bis zu den Dissepimenten der Segmente, in denen sie verbleiben und endgiltige Gonaden bilden sollen. Dies geschieht durch Vermehrung der Keimzellen selbst und Überdecken der jungen Geschlechtsanlage mit peritonealem Epithel. Hervorzuheben ist bei diesem besonderen, an die Vorgänge bei den Coelenteraten erinnernden Verhalten der Keimzellen ihre Herkunft von denen des alten, nicht regenerierten Körperteils, d. h. ihre sichtbare, leicht festzustellende Kontinuität.

Die darauf bezüglichen früheren Untersuchungen von Iwanow (1907) wurden später (1916) an anderen Anneliden fortgeführt und (abgesehen von den bekannten Verhältnissen der Hydroidpolypen) unter Hinweis auf das bei den Larven der *Lernaea* und den Embryonen der Grillen (von Pedaschenko und Heymons) beobachtete Wandern der Keimzellen bestätigt.

Im Anschluß hieran sei noch ein anderer Punkt erwähnt. Bei den Oligochaeten gehören die Geschlechtsorgane der vorderen Körperregion an; bei einigen Polychaeten werden sie aus bestimmten Gründen in die Nähe des Hinterendes verlegt und zwar deshalb, um den Hinterenden eine besondere Ausbildung geben und sie zur besseren Verbreitung der in ihnen enthaltenen Geschlechtsprodukte zur Ablösung bringen zu können. Um- und Neubildungsvorgänge stehen damit im Zusammenhang, wie dies bis zu einem gewissen Grade auch für die am Hinterende des Bandwurmkörpers als Proglottiden sich ablösenden Teilstücke gilt. Von diesen Vorgängen wird im nächsten Kapitel (S. 208) die Rede sein.

Gonaden können auch bei anderen Tieren neugebildet werden, doch besteht immer die Schwierigkeit, das erste Auftreten der Keimzellen mit Sicherheit nachzuweisen. In den regenerierten Körperteilen der Turbellarien (Tricladen und Polycladen) entsteht der Geschlechtsapparat von neuem, und zwar treten die Anlagen der Ovarien und Hoden als Zellengruppen im Parenchym hervor, die sich dann fester abgrenzen, durch Zellenvermehrung größer werden und mit dem unterdessen ebenfalls neugebildeten Leitungsapparat in Verbindung treten (E. Schultz). Zweibaum hat der Regeneration der Ovarien und Dotterstöcke bei *Polycelis* eine eingehende Untersuchung gewidmet und führt sie auf die im Parenchym gelegenen embryonalen Zellen zurück. Diese nehmen in den regenerierenden Teil-

stücken die Struktur und Größe von Keimzellen an und indem sie sich durch Teilung vermehren, liefern sie Gruppen weiblicher Keimzellen, die Anlagen der Ovarien. Damit stimmt im ganzen auch die Neubildung der Dotterstöcke überein. Da sie im größten Teil des Körpers verbreitet sind, läßt sich an eine Herkunft der Keimzellen auch von diesen Elementen ursprünglicher Keimzellennatur denken, vorausgesetzt, daß sie nicht in der Differenzierung aller sie zusammensetzenden Zellen bereits zu weit fortgeschritten waren. Die Regeneration der Keimdrüsen folgt übrigens unmittelbar auf diejenige der übrigen Organe (Zweibaum).

Auch bei den Nemertinen nehmen die weiblichen und männlichen Keimzellen im Parenchym ihren Ursprung (Nusbaum und Oxner). Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß es sich um indifferente Zellen handelt, die vom Bildungsgewebe übrig geblieben, ihre Lage im Körperparenchym so lange behalten, bis sie zu weiterer Entfaltung gelangen.

Gewiß bleibt immer die Vermutung nach einem Zusammenhang mit den alten Gonaden bestehen, doch ist diese Herkunft der Keimzellen nach den Lageverhältnissen wenig wahrscheinlich, auch wohl kaum für die Seesterne, bei denen nach den Beobachtungen von H. D. King die Gonaden ganz zuletzt und nach verhältnismäßig langer Zeit in den regenerierten Armen auftreten.

Neubildung von Gonaden nach ihrer vollständigen Entfernung wurde sogar für die höchststehenden Tiere, nämlich für Säugetiere angegeben. Davenport (1925) entfernte bei einer größeren Zahl von Mäusen eines der beiden oder beide Ovarien und sah sie sich wieder bilden. Dieses Verhalten soll später noch besprochen werden (Kap. 9, 17).

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse, wenn es sich um den Ersatz von Gonaden oder ganzen Geschlechtstieren bei stockbildenden Tieren handelt. Bei ihnen, zumal bei den Poriferen und Hydroiden, sind die Keimzellen ziemlich diffus im Körper verteilt und da sie verlagerungsfähig sind, können sie auch in die Anlagen der neuen Geschlechtsindividuen (Gonanthen der Hydroidpolypen) gelangen. Kleine Teilstücke von Polypen erzeugen, wenn sie sich zu ganzen Individuen ausbilden, auch Gonaden, wie dies bei *Hydra* der Fall ist, oder sie bringen Geschlechtsknospen hervor, welches Verhalten H. Driesch an sehr kleinen perisarklosen Teilstücken von *Tubularia* feststellte, die sich zu neuen Individuen ausbildeten. Hierzu sei erwähnt, daß bei der später (Kap. 21) noch näher zu be-

sprechenden Dissoziation und Reunion von Zellen, wie sie sich beim Zerdrücken von Teilen des Winterstolos der *Clava squamata* und anderer Hydroidpolypen ergibt, ebenfalls erneut Gonaden auftreten (Föyn 1924). Bei dieser Erzeugung neuer Individuen nach so unerhört weitgehender Zerlegung sollen die bei Verwendung zweier verschieden geschlechtlicher Stolonen entstehenden „Mischmassen" und späteren „Mischstöcke" hermaphroditisch werden.

Was die Geschlechtstiere (Gonophoren) anbetrifft, so scheint ihnen nur ein recht unvollkommenes Regenerationsvermögen eigen zu sein, obwohl einige wie die Gonophoren von *Cordylophora* regenerationsfähig sind (C. H. Müller).

Selbst bei höherstehenden Tieren wie bei den Bryozoen und Tunicaten liegen die Verhältnisse noch ähnlich. So können in einem Zweig des Bryozoënstockes die Eier bereits vorhanden sein, da das Gonozoid, welches sie aufnehmen und zur Ausbildung bringen soll, schon angelegt ist. Ist dieses entwickelt, so treten die Keimzellen hinein, wodurch es seinen Charakter als Geschlechtstier erhält. So ist es verständlich, daß bei der Regeneration operativ entfernter Individuen des Bryozoenstockes im Wundgewebe Keimzellen und zwar deutlich als solche erkennbare Oocyten auftreten, um alsdann in das Cystid aufgenommen zu werden (Fr. Otto). Die männlichen Keimzellen hingegen sind erst im Mesodermgewebe des in Ausbildung begriffenen Cystids aufzufinden. Otto vertritt die Meinung, daß die Keimzellen auch bei den Bryozoen als indifferente Elemente von den Somazellen gesondert und nur zwischen ihnen verborgen sind, wenn sie sich nicht von vornherein erkennen lassen.

Dazu sei erwähnt, daß bei der Totalregeneration der Individuen des Bryozoenstockes mit der Neubildung des Funiculus diejenige der Statoblasten gewährleistet ist und auch tatsächlich erfolgt (Fr. Otto) Bei der Frage der Statoblastenbildung drängt sich unwillkürlich immer wieder die bestechende Annahme ihrer Herleitung von Keimzellen auf. Die Vermutung, daß es sich dann ebenfalls um indifferente Zellen handeln würde, die ihnen den Ursprung geben, liegt jedenfalls recht nahe. Diese Auffassung berührt die zwar wiederholt behandelte, aber doch recht unsicher gebliebene Frage der Beziehungen zwischen ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung. Wenn sie hier zwar nicht eingehender besprochen, aber doch wenigstens gestreift werden soll, so können nur die zu dem Vorhergehenden in gewissen Beziehungen stehenden eigenartigen Verhältnisse der knospenden Medusen Beachtung finden.

Seit Weismann von seinem theoretischen Standpunkt (der Verteilung und Bedeutung des Keimplasmas) die Knospenanlage auf eine Zelle zurückführte und bei der Medusenknospung sich tatsächlich Beziehungen zwischen Knospenanlagen und Keimzellen zu ergeben schienen, hat diese bedeutungsvolle Frage nicht mehr

geruht. Zunächst war es die Knospung der Margeliden, die eine gewisse Lösungsmöglichkeit deshalb zu bieten schien, weil bei ihr nach Chuns von anderen Beobachtern bestätigten Untersuchungen die Knospe wirklich nur von einem, dem äußeren Keimblatt geliefert wird und dadurch die Zurückführung der Anlage auf nur eine Zelle wenn nicht an Wahrscheinlichkeit gewinnt, so doch erleichtert wird. Es kommt hinzu, daß da, wo am Manubrium der Medusen die Knospen entstehen, auch die Eier liegen und dadurch die Zurückführung der Knospen auf Keimzellen gegeben wäre (F. Braems Gonoblastie). Diese engen Beziehungen zwischen Knospenanlagen und Keimzellen lassen sich gelegentlich auch bei *Hydra* beobachten, wie von R. Hertwig und Braem angegeben wurde und wie ich aus eigener Wahrnehmung bestätigen kann.

Übrigens sah man auch bei anderen knospenden Medusen (*Eucheilotha, Phialidium*) die Knospen unter den Radiarkanälen, wo sonst die Gonaden liegen oder direkt aus diesen hervorgehen, wodurch sich ebenfalls sehr enge Beziehungen zwischen Knospung und Keimzellenbildung zu ergeben scheinen. Eingehendere Behandlung finden diese und verwandte Erscheinungen bei F. Braem 1908—1912, A. Kühn 1913 und E. Korschelt 1910 und 1917. Insofern sie mit dem Auftreten der indifferenten Zellen bei der Gonadenregeneration eine gewisse Übereinstimmung zeigen, sollten sie hier nicht ganz unerwähnt bleiben.

7. Kapitel

Selbstverstümmelung, Autotomie

Unter Selbstverstümmelung versteht man die Erscheinung, bei der infolge von Reizwirkungen Teile des Körpers freiwillig abgelöst und wieder ersetzt werden. Sie ist in den einzelnen Abteilungen des Tierreiches ziemlich verbreitet, kommt als Abtrennung von Flagellen, Cilien und anderen Körperanhängen bereits bei den Protozoen vor und setzt sich von den Coelenteraten bis hinauf zu den Wirbeltieren fort, wie das gewöhnlich angeführte, weil recht typische Beispiel des Eidechsenschwanzes zeigt. Die Einrichtung bietet den Tieren entschiedene Vorteile, da sie ihnen eine weitere Fristung des Lebens gestattet, und dieser Vorteil erhöht sich noch dadurch, daß ein Ersatz der abgeworfenen Teile stattfindet. Insofern besteht die engste Beziehung zu Regenerationsvorgängen und daher mußte die Erscheinung bei deren Besprechung schon vorher mehrfach herangezogen werden (Kap. 4 und 5).

1. Verbreitung und Vollzug der Autotomie

Im allgemeinen werden Anhänge des Körpers am leichtesten in Verlust geraten und so sind es bei den Coelenteraten die Tentakel, die auf mechanische (Zug, Druck) und andere Reize bei Hydroidpolypen, Medusen und Aktinien abgeworfen und neugebildet werden. Bei manchen Aktinien (*Bolo ceroides* z. B.) geschieht dies schon auf geringe Reize hin und infolgedessen recht häufig, wie auch durch besondere Anordnung der Muskulatur am Tentakelgrund (Schnürmuskeln) für die Erleichterung des Abwerfens gesorgt ist. Übrigens können bei den Aktinien auch Teile der Fußscheibe, die beim Fortrücken von der Unterlage nicht leicht abzulösen waren, an ihr zurückbleiben. In diesem Fall regeneriert nicht nur das Hauptstück, sondern auch das Teilstück, wie aus dem Lazerationsvermögen dieser Tiere hervorgeht (Kap. 6 S. 194). Bei den Medusen können die Manubrien z. B. durch Verwickeln mit den Tentakeln abgerissen

und erneuert werden. Eine bekannte Erscheinung ist das Abwerfen der Köpfchen an den Stöcken der Hydroidpolypen beim Eintritt niederer Temperatur oder anderer für sie ungünstigen Lebensumstände und die Erneuerung, wenn diese sich bessern.

Das gleiche Verhalten erfuhren wir bereits von den Stöcken der Bryozoen, bei denen ebenfalls unter dem Einfluß ungünstiger Lebensbedingungen die Einzeltiere oder Teile von ihnen zurückgebildet und später wieder ersetzt werden, wie dies auch für die Pterobranchier gilt. *Phoronis* kann infolge von Verletzungen oder ungünstigen äußeren Verhältnissen den vorderen Körperteil abwerfen und wieder ergänzen.

Auf die Fähigkeit der Echinodermen (Haar-, See- und Schlangensterne), Arme abzuwerfen und neu zu bilden, mußte schon vorher eingegangen werden (S. 164), desgl. auf das merkwürdige Verhalten der Seewalzen, einen beträchtlichen Teil ihrer Eingeweide durch die Afteröffnung nach außen zu befördern und zu erneuern. Manche Holothurien sind ebenfalls noch befähigt, ihren Körper in Stücke zu zerlegen, die das fehlende regenerieren (S. 166).

Bei den Plattwürmern sowohl wie bei den Anneliden ist die Selbstverstümmlung sehr verbreitet, während die Nematoden und Rotatorien von ihr anscheinend gar keinen Gebrauch machen, was sich aus dem Fehlen der Regeneration und den dafür maßgebenden Gründen erklärt (Kap. 5 S. 172). Bei den anderen Würmern zeigt sich die Autotomie in den verschiedensten Formen, vom Abwerfen unansehnlicher Körperteile bis zu dessen vollständigem Zerfall in zwei oder mehrere Teilstücke.

Die Turbellarien (Polycladen und Tricladen), sowie die Nemertinen können auf äußere Reize kleinere oder größere Stücke des Körpers abschnüren; auch der Pharynx kann ausgestoßen und ergänzt werden, ebenso der Rüssel der Nemertinen. Die Autotomie der Tricladen geht in einen Fortpflanzungsakt über, wie vorher gezeigt wurde (S. 174). Allgemein bekannt ist die Fähigkeit der Bandwürmer, im Lauf ihres Lebens eine ungemein große Zahl von Teilstücken (Proglottiden) abzuschnüren, um den darin enthaltenen Eiern eine bessere Verbreitung zu sichern. Dieser Vorgang ist geradezu unbeschränkt, setzt sich während des ganzen Lebens fort und führt zu einer Massenerzeugung von Teilstücken, die bei manchen Cestoden (Callibothrien, Echinobothrien) nach der in frühem Ausbildungszustand erfolgenden Ablösung noch längere Zeit leben, bedeutend

wachsen und ihren Geschlechtsapparat erst während des freien Lebens zur Entwicklung bringen.

Unter den Anneliden sind die Polychaeten durch den Besitz verschiedenartiger Körperanhänge, Tentakel, Cirrhen, Elytren usw. ausgezeichnet, die leicht abgetrennt und ergänzt werden, aber auch der Rumpf selbst ist zerbrechlich, was sich sowohl bei Polychaeten wie bei Oligochaeten beobachten läßt. Unsere Regenwürmer bieten ein bekanntes Beispiel dafür. Werden sie am Hinterende verletzt oder auf andere Weise, oft nur in anscheinend recht geringem Maße beunruhigt, so schnüren sie einige hintere Segmente und wohl auch noch weitere Stücke ab, indem starke Kontraktionen des Hautmuskelschlauchs die Einschnürung bis auf den Darm veranlassen. Ganz ähnlich verhalten sich manche Polychaeten, z. B. *Arenicola* u. a., die ebenfalls eine Anzahl Schwanzsegmente (unter gewissen äußeren Einflüssen) abschnüren, um sie gewöhnlich ohne besondere Schwierigkeiten zu ersetzen. Auch krankhaft veränderter Teile des hinteren Körperabschnittes vermag sich der Wurm auf diesem Wege zu entledigen. Offenbar handelt es sich dabei um eine Schutzvorrichtung.

In den genannten Fällen ergänzt das mit dem Kopf versehene Hauptstück des Körpers die verlorenen, unter Umständen recht beträchtlichen Teile; es besteht aber auch die Möglichkeit, daß der Wurm in zwei oder mehrere Teilstücke zerfällt, wie es bei *Lumbriculus* auf äußere Reize, besonders unter dem Einfluß veränderter Lebensbedingungen geschieht. Wie bei den vorher erwähnten Echinodermen vermögen sich die Teilstücke zu ergänzen, so daß der Übergang zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung auch hier gegeben ist (Kap. 6 S. 189ff.).

Die Ablösung von Teilen des Körpers nimmt einen besonderen Charakter an, wenn sie in Beziehung zur Fortpflanzung tritt, wie dies bei Anneliden geschieht, deren hintere Körperpartie eine eigenartige Ausbildung erlangt. Diese Körperteile werden mit geeigneten Schwimmvorrichtungen ausgestattet und führen die Geschlechtsprodukte in sich, denen sie nach der Ablösung der „Schwimmknospen" vom Hauptstück eine bessere Verbreitung schaffen sollen. Das erinnert also an die Fortpflanzungsverhältnisse der Cestoden, wenn die Einrichtung auch längst nicht diesen Umfang annimmt. Immerhin kann die derartig vorbereitete, zum Abtrennen gelangende hintere Körperstrecke von erheblicher Länge sein, wofür der Palolowurm der Samoa- und Fidji-Inseln (*Eunice viridis*) ein geeignetes

Beispiel liefert (Fig. 145). Bei ihm übertrifft der schlanke, epitoke Körperteil das breit gebliebene, atoke Vorderende um das mehrfache. Dieses verbleibt in den Kanälen der Korallenblöcke, während die epitoken Teile sich ablösen und davonschwärmen.

Eine so weitgehende, nahe an die Fortpflanzung grenzende Fähigkeit zur Autotomie ist bei den Tieren mit differenzierterem Körperbau: Arthropoden, Mollusken und Wirbeltieren nicht mehr vorhanden. Von den Weichtieren wurde schon vorher mitgeteilt, daß sie gewisse Körperanhänge wie die Rückenpapillen der Opisthobranchier, Teile des Gastropodenfußes, die Kopftentakel der Dentalien und Arme der Cephalopoden freiwillig abzuwerfen und wenigstens bis zu einem gewissen Grade zu ersetzen vermögen (Kap. 4 u. 5 S. 110 u. 141ff.). Dasselbe gilt für die Tentakel des Mantelrandes mancher Muscheln, bei denen sie besonders lang und leicht verletzbar werden und ebenso für Teile der Siphonen.

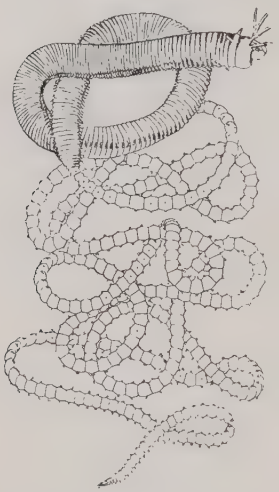


Fig. 145. *Eunice viridis*, der samoanische Palolowurm, mit den hinteren langen und schmalen, sich als freischwimmender Palolo ablösenden Strecken (nach Woodworth)

Die Körperanhänge der Arthropoden sind infolge ihrer Länge, Bauart und Gliederung besonders leicht verletzlich, und da sie ganz oder teilweise in Verlust geraten, muß ihre Regenerationsfähigkeit für diese Tiere sehr vorteilhaft sein. Wie schon vorher (S. 149ff.) ausgeführt wurde, scheinen unter geeigneten Bedingungen und wenn die zur Verfügung stehende Zeit ausreicht, ungefähr alle Anhänge des Arthropodenkörpers ersatzfähig zu sein. Nicht wenige von ihnen können außerdem freiwillig abgeworfen und neu gebildet werden. Jedenfalls ist die Autotomie sowohl bei den wasserlebenden Krebsen, wie bei den landlebenden Spinnen, Tausendfüßern und Insekten eine weit verbreitete Erscheinung. Sie wird noch dadurch unterstützt, daß Einrichtungen für die leichtere Ablösbarkeit der Anhänge getroffen werden. Solche vorgebildete Bruchstellen sind ebenfalls sehr verbreitet und werden bei den verschiedenartigsten Gliedertieren angetroffen. Sowohl die vorderen wie die weiter nach hinten gelegenen Gliedmaßen können sie aufweisen; Bruchgelenke werden schon an den Fühlern, wie

an den Kieferfüßen und mit besonderer Vorliebe an den Beinen der land- und wasserlebenden Arthropoden angelegt. Dementsprechend ist die Beschaffenheit dieser Bruchstellen eine ziemlich verschiedene.

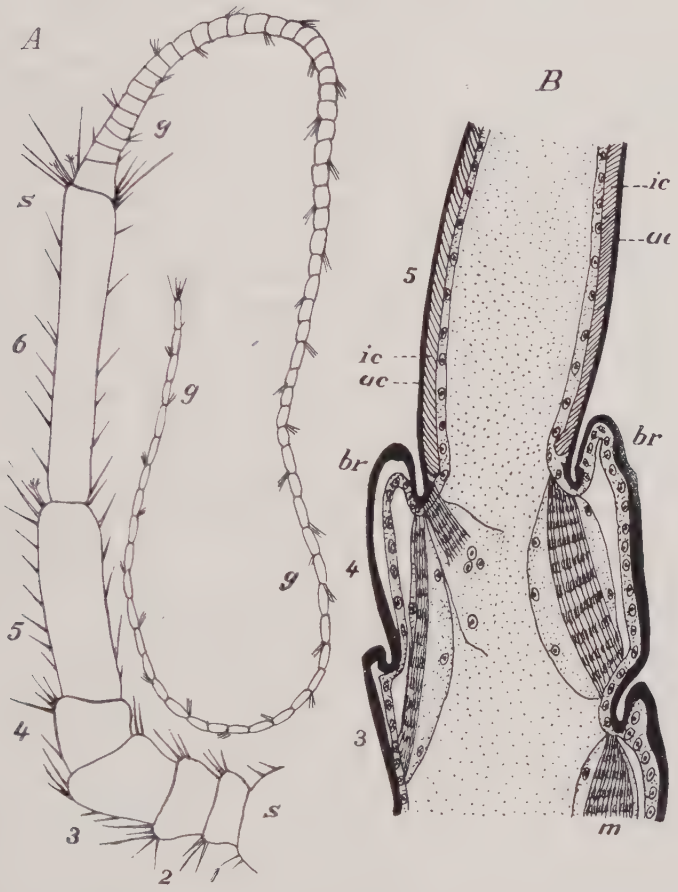


Fig. 146. *A* Die rechte zweite Antenne von *Asellus aquaticus* mit den vier kurzen basalen und zwei längeren Mittelgliedern des Schaftes (*s*) und mit der langen, gliederreichen Geißel (*g*); *B* Sagittalschnitt durch das 3.—5. Glied des Schaftes (*3—5*); *ac*, *ic* äußere und innere Chitinlage, *br* Bruchgelenk, *m* Muskeln (nach W. Wege)

Die aus einigen kürzeren Basalgliedern und längeren Mittelgliedern, dem sogen. Schaft und aus der gliederreichen Geißel bestehende zweite Antenne der Wasserassel (Fig. 146 *A*) zeigt das Gelenk zwischen dem vierten und fünften Schaftglied als Bruchgelenk ausgebildet. Dies geschieht (nach W. Wege) dadurch, daß es nicht wie

die Gelenke der anderen Glieder durch bloße Einfaltung des gleichstarken Chitins gebildet wird, sondern daß die innere dicke Chitinlage plötzlich aufhört und nur die äußere dünne Lage sich vom vierten in das fünfte Glied fortsetzt (Fig. 146 *B*). Dadurch ist das Chitin an dieser Stelle, die sich wie ein Ring um das Glied herumzieht, weit schwächer und weniger widerstandsfähig, so daß ein Abbrechen der Antenne sehr erleichtert wird. Hervorgerufen wird es durch gleichzeitige Kontraktion der Muskeln des vierten und fünften Gliedes. — Bei der Kellerassel sind hingegen (nach J. Klintz) an der zweiten Antenne zwei vorgebildete Bruchstellen vorhanden, von denen die eine dem Gelenk zwischen dem dritten und vierten Glied entspricht und bei Verletzung des fünften Gliedes in Tätigkeit tritt, während die andere an der Ursprungsstelle des ersten Gliedes liegt und dann in Anspruch genommen wird, wenn Verletzungen im Bereich des ersten bis dritten Gliedes eintreten.

Im wesentlichen beruht die Einrichtung der „Bruchgelenke" auch bei den übrigen Gliedmaßen der Arthropoden auf einer schwächeren Ausbildung des Chitins an der betreffenden Stelle, sowie auf geeigneter Anordnung der Muskeln, damit deren heftige Kontraktion das Abbrechen des Gliedes bewirken kann. An den Beinen der zehnfüßigen Krebse, besonders der Krabben, die sehr zum Abwerfen geneigt sind, läßt sich dies recht gut beobachten und bei *Carcinus maenas* spricht Wirén sogar von einem den Basalgliedern angehörigen dorsoventral verlaufenden „Brechmuskel". Die Verdünnung des Chitins an der Bruchstelle kann auch mit einer Einfaltung verbunden sein, so daß sich von dem um das Bein laufenden Vertiefungsring eine doppelte Chitinlamelle mehr oder weniger weit nach innen erstreckt, wie das bei Krabben zu beobachten ist (Andrews). Beim Abwerfen des Beines wird die distale Lamelle mit entfernt, während die proximale am Stumpf zurückbleibt und sich dadurch für den Wundverschluß als vorteilhaft erweist.

Die Extremität pflegt zum größten Teil, bei den Krebsen bis zum dritten basalen Glied, d. h. bis zu dem auf den Coxo- und Basipoditen folgenden Ischiopoditen abgeworfen zu werden. Es ist auffällig, daß so wichtige, für den Nahrungserwerb und die Verteidigung anscheinend ziemlich unentbehrliche Gliedmaßen wie die Scheren der Dekapoden oder die Raubfüße der Stomatopoden bei Gelegenheit freiwillig abgeworfen werden. Die Neubildung dieser höchst umfangreichen Körperanhänge erfordert eine recht beträcht-

liche Zeit und zweifellos muß das Tier während dieser durch das Fehlen der betreffenden Gliedmaßen in seiner Lebensführung stark beeinflußt sein.

Die Einrichtung, durch Chitinverdünnung und Muskelwirkung Bruchgelenke zu schaffen, ist auch den Tracheaten (Arachnoiden, Myriapoden und Insekten) eigentümlich. Sie finden sich ebenfalls an der Basis der Extremitäten, mit Vorliebe zwischen Trochanter und Femur; besonders bekannt geworden sind dafür die Stabheuschrecken, die sehr stark zum Abwerfen der Beine neigen. Eine leichte rinnenförmige Einsenkung bezeichnet das zwischen Schenkelring und Oberschenkel ringförmig um die Extremität verlaufende Bruchgelenk (Fig. 147). In diesem Falle wird das Abwerfen anscheinend noch dadurch erleichtert, daß sich von den beiden Basalgliedern keine Muskeln in den Oberschenkel erstrecken, wie dies ebenfalls aus Fig. 147 hervorgeht. Alles dies befördert offenbar die leichte Ablösbarkeit der Extremität. Ist sie abgeworfen, so wird der Verschluß außer durch Zusammenneigen des Wundrandes noch durch eine der Abbruchsebene entsprechende bindegewebige Membran befördert. Durch sie treten bei den Krebsen, bei denen sie ebenfalls vorkommt, zwar Nerven und Blutgefäße hindurch, ebenso wie die Tracheen bei den Insekten, aber sie verhindert, zumal, wenn sie sich nach dem Abwerfen des Gliedes verdichtet, den Blutdurchtritt und wirkt durch Verringerung des Blutverlustes sowie Erleichterung der Wundheilung auf den ganzen Vorgang günstig ein.

Fig. 147. Bein einer Phasmide (Monandroptera) zur Erläuterung des Bruchgelenkes (*rr*), *m* Muskeln, *c* Coxa (Hüftglied), *T* Trochanter (Schenkelring), *F* Femur (Oberschenkel), *Ti* Tibia (Schiene, Unterschenkel), *Ta* Tarsus (Fuß) (nach Bordage)

Begreiflicherweise können noch besondere Einrichtungen getroffen werden, um die Ablösung der Gliedmaßen zu befördern, wie das bei den Spinnen der Fall ist. Dicht hinter dem Coxalgelenk verläuft um den Trochanter des Spinnenbeines ein Ring weicheren Chitins und unmittelbar hinter diesem erstreckt sich von der Ventralseite des Trochanters ein Chitinfortsatz weit ins Innere. Dieser wird (nach P. Friedrich) mit Hilfe des als „Brech-

muskel" dienenden Oberschenkelbeugers im Augenblick der Autotomie an die Oberseite des Trochanters herangedrückt und zerschneidet dadurch die Weichteile des Beines, worauf in dem um den ganzen Trochanter herumlaufenden Ring geringerer Widerstandsfähigkeit die Abschnürung des Beines erfolgt.

Für die Neubildung der durch Autotomie verlorenen Extremität kommen die gleichen Vorgänge in Frage, die schon bei der Regeneration der Arthropoden (Kap. 5 S. 149ff.) besprochen wurden und bei welchen hinsichtlich der Zeit und des Verlaufs, sowie der günstigen Bewerkstelligung der Reparation die dort ebenfalls besprochene Beziehung zu den Häutungen eine nicht unwesentliche Rolle spielt. Nach den von Rimsky-Korsakow an Embiden (Corrodentien) angestellten Untersuchungen verläuft die Regeneration in Verbindung mit Autotomie rascher als ohne diese, woraus zu entnehmen ist, daß die erstere bei diesen Insekten zu einer stehenden Einrichtung wurde; tatsächlich zeigen alle drei Beinpaare Autotomie. Der raschere und vollkommenere Verlauf der Regeneration nach Autotomie wurde auch bei anderen Insekten wie bei den Krebsen beobachtet (Godelmann, Przibram, Wege u. a.). Die daraus zu ziehenden Schlüsse werden ähnliche sein.

Wie die Gliedmaßen unterliegen bei einigen Insekten auch die Flügel der Autotomie, so vermögen die Termiten, wenn sie an den Flügeln gefaßt werden, diese unweit der Basis abzulösen. Bekanntermaßen entledigen sich die Geschlechtstiere ihrer Flügel nach dem Hochzeitsflug, wie dies auch bei den Ameisen geschieht, da sie die Flügel nun nicht mehr brauchen. Ebenso können parasitisch lebende Fliegen (*Liptotena*) nach Erreichen des Wirtes die Flügel abstoßen. Von einer Neubildung ist in diesen und ähnlichen Fällen natürlich nicht mehr die Rede.

Die Reize, durch welche Autotomie bewirkt wird, sind recht verschiedener Natur. Meist werden es mechanische Reize (Druck und Zug) sein, doch kommen auch thermische, elektrische und chemische Einwirkungen in Betracht. Nicht selten löst der Häutungsvorgang Autotomie aus, die das Tier dann vom Untergang rettet. Unter Umständen, z. B. bei Gliedertieren mit langen Extremitäten ist die Häutung nicht leicht zu bewerkstelligen, indem die betreffenden Körperteile nur schwer aus der abzustreifenden Haut herausgezogen werden können. Dann ist es sehr günstig, wenn das Tier die aus der alten Hülle nicht lösbaren Teile abstoßen und sich dadurch aus den ihm verderblich werdenden Fesseln befreien kann, um später

die verlorenen Teile neu zu bilden. Die häufig behandelte Frage, ob die Autotomie als ein Reflexakt anzusehen oder dem Willen des Tieres unterworfen ist, kann hier ebensowenig wie von den betreffenden Autoren entschieden werden. Es sei in dieser Beziehung, wie überhaupt hinsichtlich der Erscheinungen der Autotomie besonders der Arthropoden auf die Darlegungen von Morgan, Przibram, Riggenbach, Dürken, Frédéricq, Bordage, Godelmann, Friedrich, Wege u. a. verwiesen.

Autohämorrhöe („Blutspritzen"). Im Anschluß an die Vorgänge der Autotomie bei den Arthropoden sei noch einer auffallenden Erscheinung gedacht, die gerade bei ihnen häufig beobachtet, aber freilich in recht verschiedener Weise gedeutet wurde, das sogen. Blutspritzen. Die Abgabe von Blut an verschiedenen Stellen des Körpers und anscheinend auf ganz verschiedenem Wege ist bei einer großen Zahl höher- und niederstehender Insekten, zuletzt von Koncek (1925) bei Apterygoten beschrieben worden (Hollande 1911). Der Blutaustritt kann z. B. aus den Femurtibialgelenken erfolgen, wie es von *Coccinella, Meloë, Lytta* u. a. behauptet wird. Dasselbe kann am Grunde der Vorderflügel vom Thorax oder seitlich an diesem, aber auch am Hinterleib geschehen. Außer bei zahlreichen Käfern ließ sich die Erscheinung bei Hymenopteren, Lepidopteren, Dipteren, Hemipteren und Orthopteren feststellen (Hollande). Unter Umständen scheint der Austritt recht energisch vor sich zu gehen, so daß von einem Ausspritzen die Rede ist. Dieses kann durch Rißstellen in der Haut oder an den Gelenken erfolgen, aber auch an blasenartig vorgestülpten Stellen. Die vorgebildeten, an verschiedenen Gegenden der Haut oder an den Intersegmentalhäuten gelegenen Stellen können gewissermaßen einen Verschlußapparat gegen die Leibeshöhle vorstellen, der von ovaler Form, zuweilen durch einen Chitinring verstärkt, aus einer dünnen Chitinmembran besteht, die dem Blutdruck nachgebend, in einem mittleren Spalt aufreißt, der sich nach dem Austritt durch Zusammenlegen der beiden Membranhälften wieder schließt. So verhalten sich nach Konceks Beobachtung zum wenigsten die als Pseudozellen (von C. Börner) bezeichneten Blutaustrittsstellen der Collembolen.

Natürlich hat man bei diesen Vorrichtungen auch an Hautdrüsen gedacht, die zu irgendwelchen biologischen Zwecken, etwa zu Schutz und Verteidigung erhebliche Sekretmengen absonderten Das mag in manchen der als Blutspritzen beschriebenen Fällen zu-

treffen, in anderen hingegen kann an der wirklichen Blutabgabe kaum gezweifelt werden, und zwar soll diese unter Umständen sogar recht beträchtlich sein. Insofern es sich dabei um eine freiwillige Abgabe von Teilen des Körpers handelt, die ersetzt werden, läßt sich der Vorgang mit denjenigen der Autotomie vergleichen.

Das gleiche gilt für ähnliche Erscheinungen bei anderen Tieren, z. B. für den bei *Dentalium* vermuteten Blutaustritt durch die sogen. Wasserporen zur Verringerung des Körpervolumens beim Zurückziehen des Tieres in die Schale (L. Plate) und noch mehr für die bekannte Erscheinung der Abgabe von Leibeshöhlenflüssigkeit durch die Rückenporen der landlebenden Oligochaeten, bei denen sie für eine Schutzvorrichtung gegen drohendes Eintrocknen oder in besonderen Fällen auch für ein Verteidigungsmittel gehalten worden ist. Diese Annahme lag nahe, wenn die Abgabe wie bei *Megascolides australis* zu einer sehr heftigen, also ebenfalls zu einem „Blutspritzen" wird.

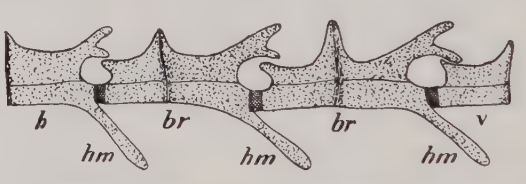


Fig. 148. Zwei vollständige Wirbel mit den Bruchstellen (*br*) und je einem hinteren (*h*) und vorderen (*v*) Wirbelbruchstück des Eidechsenschwanzes (*Lacerta muralis*), zwischen den Wirbeln die (dunklen) Intervertebralknorpel, *hm* Hämapophyse (nach Slotopolsky)

Nicht nur bei den Wirbeltieren, sondern ganz im allgemeinen ist das bekannteste Beispiel für Autotomie das Abwerfen des Eidechsenschwanzes. Wenn eine Eidechse am Schwanz gefaßt wird, so ist sie in der Lage, den Schwanz fahren zu lassen und sich dadurch zu befreien. Der verlorene Körperteil wird dann durch Regeneration ersetzt (Kap. 5 S. 127). Ermöglicht wird dieses Verhalten durch das Vorhandensein von Stellen geringerer Widerstandsfähigkeit, die man auch hier wie bei den Arthropoden als Bruchgelenke bezeichnen kann. Bei unseren einheimischen Eidechsen treten vom fünften bis siebenten Schwanzwirbel vorgebildete Bruchstellen auf (Fig. 148), die in der Hauptsache aus einem, den Wirbelkörper quer durchsetzenden Spalt bestehen. Der Spalt geht nicht ganz durch den Wirbel hindurch, sondern die beiden Wirbelhälften bleiben durch einen äußeren Knorpelring, wie auch durch einzelne Knorpel-

brücken verbunden, welcher Zusammenhang beim Abbrechen des Schwanzes gelöst wird (Slotopolsky 1921 und 22). Es ist klar, daß eine solche Einrichtung das Ablösen der peripher davon gelegenen Partien sehr erleichtern muß. Die Regeneration geschieht dann von diesen Bruchstellen aus, erfolgt aber nicht nur an ihnen, sondern kann auch von intervertebralen Schnittflächen ausgehen, ebenso von den fünf bis sechs ungespaltenen basalen Wirbeln. Das Schwanzende, etwa im Bereich der letzten sechs Wirbel, scheint nicht mehr regenerationsfähig zu sein, obwohl sich die gespaltenen Wirbel bis in die Schwanzspitze erstrecken. Die durch Regeneration entstandenen Schwänze können ebenfalls wieder ersetzt werden, wenn sie verloren gehen.

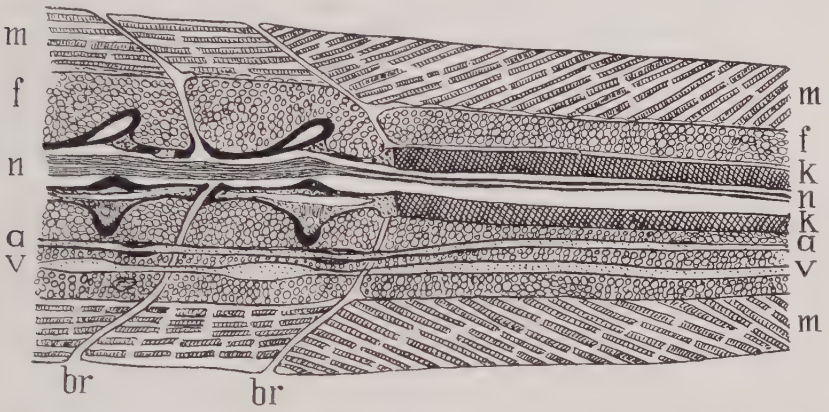


Fig. 149. Sagittalschnitt durch das Hinterende eines Gecko *Hemidactylus flaviviridis*, mit Schwanzregenerat, *a* Schwanzarterie, *br* Bruchstellen, *f* Fettgewebe, *k* Knorpelrohr (regeneriert), *m* Muskulatur, *n* Nervenstrang (Rückenmark) innerhalb der beiden getroffenen Schwanzwirbel (links) und des neugebildeten Knorpelrohrs (*k* rechts), *v* Schwanzvene (nach Woodland)

Da der Mechanismus der Autotomie jedoch in den regenerierten Teilen (aus den früher S. 128 angegebenen Gründen) fehlt, so kann diese in deren Bereich nicht mehr, sondern höchstens an den stehengebliebenen Teilen des Schwanzes erfolgen, wenn sie lang genug sind.

Wie bei unseren einheimischen Eidechsen ist auch bei ihren ausländischen Verwandten der Schwanz regenerationsfähig, so bei den Geckonen, Agamen, Iguanen u. a. Es ist anzunehmen, daß bei ihnen wie bei den mit einem äußerst zerbrechlichen Hinterende begabten Blindschleichen die Selbstverstümmelung eine Rolle spielt. Bestätigt wird dies durch eingehende Untersuchungen von Woodland (1921) an einem Gecko *(Hemidactylus)*, wodurch der Vorgang selbst, wie

auch das Verhalten der Organe besonders im Hinblick auf den Verlauf und die Tätigkeit der beteiligten Muskeln eine genauere Darstellung erfährt (Fig. 149 und 93 Kap. 5 S. 128).

Eine Autotomie von Teilen des Schwanzes sollte sogar bei Säugetieren, nämlich bei Nagern stattfinden. Bei Siebenschläfern, Haselmäusen, Waldmäusen und anderen Nagetieren war beobachtet worden, daß beim Einklemmen oder sonstigen Festhalten des Schwanzendes die Haut ungemein leicht einreißt und bis auf die Knochen in recht beträchtlicher Erstreckung abgezogen wird. Daß sie sich freilich im gleichen Umfang ersetzt, ist sehr unwahrscheinlich, vielmehr vertrocknen die freigelegten Teile und werden gewiß allmählich abgeworfen oder weggenagt. Immerhin vermag sich das letzte abgebrochene Wirbelstück zu einem anscheinend ziemlich vollständigen Wirbel zu ergänzen; der Schwanz erfährt aber eine gewisse, wenn

Fig. 150. *Perognathus fallax*, *A* mit unverletztem Schwanz, *B* mit dem nach Abbrechen verheilten und neu behaarten Schwanzende (nach Sumner und Collins)

auch nur unbedeutende Verlängerung, die Haut wächst entsprechend nach und die Behaarung des Schwanzendes wird wieder hergestellt (Klintz). Offenbar ist die Haut nur lose mit den darunterliegenden Teilen verbunden;[1]) sie reißt leicht ein und wird sie zufällig für sich gefaßt, so läßt sie sich (zuweilen ziemlich weit von der Schwanzspitze entfernt) skalpähnlich abziehen, wie dies in entsprechender Weise bei einer nordamerikanischen Maus, *Peromyscus Boleyi*, zu beobachten ist (Sumner und Collins). Das ist ein rein mechanischer Vorgang, auch wenn Teile des Schwanzes dabei abbrechen, woran die von Sumner und Collins an einer anderen amerikanischen Maus, *Perognathus fallax*, kaum etwas ändern dürften. Bei dieser kalifornischen Taschenmaus lösen sich, wenn sie am Schwanz ge-

1) Näheres darüber in den Arbeiten von Handmann, Cuénot, Henneberg und Klintz, wo auch die noch in Frage kommende Literatur angegeben ist.

faßt wird, nicht nur Teile der Haut, sondern des ganzen Schwanzes ab, und zwar erfolgt der Bruch mitten durch die Wirbel an irgendeiner Stelle des Schwanzes. Das wäre also ähnlich wie bei den Eidechsen, aber der weitere Erfolg ist nicht derselbe, indem von einem wirklichen Nachwachsen des Schwanzes nicht gesprochen werden kann. Zwar scheint sich der Schwanzstumpf bei der Heilung um einige Millimeter zu verlängern, aber im ganzen handelt es sich wohl auch nur um die Herstellung der Hautdecke und ihrer Behaarung (Fig. 150). Der neue Schwanzpinsel gleicht in der Hauptsache dem alten, nur beginnen die langen Haare etwas plötzlicher und sind länger als am normalen Schwanz; der Endstumpf scheint aber nicht wesentlich umgeformt zu sein (Fig. 150). Von einer Neubildung ist also nur in einem ganz beschränkten Maß oder kaum die Rede. Die ganze Erscheinung als Autotomie anzusprechen, wie es von seiten der sich damit beschäftigenden Autoren geschieht, empfiehlt sich jedenfalls nicht, da die freiwillige Ablösung einigermaßen zweifelhaft ist und dafür vorgebildete Stellen wohl kaum in Frage kommen.

2. Zum Wesen der Autotomie

Wenn von Autotomie die Rede ist, wird gewöhnlich an das freiwillige Abwerfen und den Ersatz von Körperteilen infolge von Reizwirkungen gedacht. Um derartige Vorgänge handelt es sich in der Hauptsache auch bei den in der vorstehenden Darlegung geschilderten. Das trifft ebenfalls für anscheinend etwas fernerliegende Erscheinungen wie die der Autohämorrhöe zu (vgl. S. 215). Doch werden auch andere, diesem Begriff nicht ganz entsprechende Vorgänge vielfach als Autotomie bezeichnet, nämlich solche, die in die Entwicklung der betr. Tiere gehören und mit Ablösen mehr oder weniger beträchtlicher Körperteile verbunden sind. Freilich pflegen diese Teile zwar abgeworfen, aber nicht ersetzt zu werden. In dieser Beziehung wurden schon vorher (S. 214) die Flügel der Geschlechtstiere von Ameisen und Termiten erwähnt, die nach dem Hochzeitsflug nicht mehr gebraucht und abgeworfen werden. Das gleiche gilt von Fliegen, die zu einem parasitischen Leben übergehen, wie ja auch ein Verlust dieser und anderer Körperteile (Gliedmaßen, Sinnesorgane u. a.) in weiterer (phylogenetischer) Hinsicht gerade mit ein Kennzeichen des Übergangs zur parasitischen Lebensweise ist. Während der einzelnen Phasen des Parasitismus können die Lebensbedingungen so verschieden sein, daß die Um-

wandlung nur unter Preisgeben gewisser Körperteile zu ermöglichen ist oder diese sich unter den veränderten Verhältnissen als überflüssig erweisen, wie es beim Cercarienschwanz oder anderen Larvenorganen der Fall ist, die abgeworfen werden.

In weit höherem Maße geschieht dies bei der Bandwurmentwicklung, indem der Bandwurmkopf (Scolex) nur an einem sehr beschränkten Teil der Finne (Cysticercusblase) entsteht und diese selbst nach der Übertragung in den neuen Wirt als bei weitem größter Teil des bisherigen Individuums abgestoßen wird worauf der gegenüber dem Umfang der Finne sehr kleine Scolex den neuen Bandwurm aus sich hervorgehen läßt.

Die spontane Amputation eines beträchtlichen Teiles des Larvenkörpers ist aus der Entwicklung der schmarotzenden Rankenfüßer (Rhizocephalen) bekannt. Wenn die frei im Meer schwimmende sogen. Cyprislarve sich am Körper des Wirtstieres, einer Krabbe, festgesetzt hat, wird ein sehr beträchtlicher Teil des Körpers mit den gesamten Schwimmfußpaaren abgeschnürt und das zunächst im Innern des Krebses parasitisch lebende Tier entwickelt sich aus den übrigbleibenden Teilen. — In anderer Weise vollzieht sich eine spontane Amputation von Körperteilen bei den Monstriliden, einer Abteilung der Ruderfüßer (Copepoden). Aus der frei schwimmenden Naupliuslarve geht nach Einwanderung in das Innere von Röhrenwürmern durch Verlust der Extremitäten und Gliederung eine ziemlich formlose Masse hervor, an der zwei anfangs nur stummelförmige, sich ständig vergrößernde und schließlich die Länge des Tieres mehrfach übertreffende Tentakel von Schlauchform gebildet werden, die an der endosmotischen Nahrungsaufnahme des in den Blutgefäßen des Wirtstieres lebenden Parasiten beteiligt sein dürften. Wenn im Lauf der fortschreitenden Entwicklung aus der formlosen Masse des schmarotzenden Stadiums die wieder gegliederten, mit Extremitäten, Sinnesorganen usw. ausgestatteten, später abermals zu freiem Leben gelangenden Geschlechtstiere hervorgehen, sind die Tentakel schließlich nicht mehr notwendig und werden abgeworfen, also ebenfalls ein Verlust recht umfangreicher Körperteile.

Weitere Beispiele aus der Entwicklung der Tiere für das Abwerfen beträchtlicher Teile des Körpers liefern die Stachelhäuter, an deren Bipinnaria- oder Pluteuslarven der See- oder Schlangenstern ebenfalls nur in einem beschränkten Bezirk angelegt wird und der Larve nur als eine Art Anhängsel ansitzt, um sich später von ihr abzulösen, soweit die Larventeile nicht bei der Entwicklung

aufgebraucht werden. Noch augenscheinlicher ist der Vorgang in der Nemertinenentwicklung, insofern der bei der Metamorphose neugebildete Wurm so gut wie fertig im Innern der Pilidiumlarve liegt, um die ihn umgebende Hüllhaut und die Larvenwand zu durchbrechen, wenn er reif und zum freien, selbständigen Leben befähigt ist, während die bis dahin in ihrer Gestalt erhalten gebliebene Larve zugrunde geht.

In den genannten und anderen Fällen aus der Entwicklungsgeschichte der Tiere werden freiwillig Teile des Körpers abgeworfen, aber insofern sie nicht wieder ersetzt werden, gehören sie nicht eigentlich in den Kreis dieser Betrachtungen. Auch empfiehlt es sich nicht, sie den vorher besprochenen Erscheinungen der Autotomie anzugliedern und sie überhaupt als solche zu bezeichnen. Man hat es mit Vorgängen zu tun, welche der normalen Entwicklung der betr. Tiere angehören, allerdings mit solchen, die wenigstens zum Teil (bei den Parasiten) einer nachträglichen Vereinfachung der Organisation dienen, also gewissermaßen rückläufige Prozesse darstellen. Im einen wie im anderen Fall, d. h. sowohl bei diesen rückgängigen Entwicklungserscheinungen der parasitischen Trematoden, Cestoden, Crustaceen und anderer Tiere, wie bei der ebenfalls mit Abstoßen beträchtlicher Körperteile verbundenen vorwärtsschreitenden Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen, handelt es sich um Entwicklungsvorgänge an bereits freilebenden oder solchen Zuständen, die unter andere Bedingungen gelangten, sei es, daß sie aus einer Form des freien Lebens in eine andere übergingen, oder aus freilebenden zu parasitischen Tieren wurden, sei es, daß sie auf aktivem oder passivem Wege das Wirtstier wechselten und dadurch in andere Verhältnisse kamen.

Jedenfalls sind es bei den hier angeführten und anderen Erscheinungen die veränderten Lebensbedingungen, also äußere Einwirkungen, welche jene eigenartigen Vorgänge mit sich brachten. Das erscheint deshalb bemerkenswert, weil man die Autotomie ebenfalls als durch äußere Einflüsse entstanden anzusehen geneigt war. Ist die Autotomie eine Anpassungserscheinung oder liegt sie in der Organisation der betr. Tiere begründet, das ist die Frage, um die sich auch hier die Meinungsverschiedenheit der Autoren dreht, von denen besonders Weismann auf der einen, Morgan und Przibram auf der anderen Seite zu nennen sind. Da diese Frage mit derjenigen von der Auffassung der Regeneration im engsten Zusammenhang

steht, soll sie hier nicht weiter behandelt, sondern auf die in späteren Ausführungen (Kap. 8, S. 225ff.) verwiesen werden.

Eine immer wieder aufgeworfene und doch nicht befriedigend beantwortete Frage ist die, ob die Autotomie eine bloße Reflexerscheinung oder dem Willen unterworfen ist. Daß ersteres im allgemeinen gilt, ist kaum zu bezweifeln, doch fehlt es auch nicht an Fällen, die auf eine Beteiligung des Willens beim Abwerfen des betr. Körperteils schließen lassen.

Als Reflexwirkung gibt sich die Autotomie dadurch zu erkennen, daß bei Regenwürmern, Krebsen, Insekten, Eidechsen das Gehirn zerstört oder sogar der Kopf abgeschnitten wurde, soweit dies ausführbar war, und das Abwerfen der betr. Teile dennoch erfolgte. Letzteres geschah hingegen nicht, wenn die Reflexzentren, d. h. bei den als Versuchstiere benutzten Gliedertieren die entsprechenden Ganglien des Bauchmarks zerstört wurden. Der Verlauf des ganzen Vorgangs ist der, daß infolge der Berührung oder Verletzung des Gliedes der Nervenreiz nach dem Ganglion und von diesem zurück zur Peripherie, d. h. zu den Muskeln geleitet wird, die sich daraufhin stark zusammenziehen und dadurch das Ablösen des Gliedes an der Bruchstelle bewirken. Durch die Vernichtung des Ganglions wurde der Mechanismus gestört und natürlich auch durch diejenige der betr. Muskeln, wenn diese vorher durchschnitten wurden, während das Ausschalten des Gehirns diesen Einfluß nicht zu haben braucht (Frédéricq, Contejean, Morgan, Godelmann, Friedrich, Piéron, Wege, Slotopolsky u. a.).

Dennoch sprechen manche Beobachtungen dafür, daß auch der Wille von Einfluß auf den Vollzug der Autotomie sein kann, allerdings ist der Beweis dafür weniger leicht zu erbringen und die betr. Beobachtungen sind nicht ganz eindeutig. Bekannt ist das Verhalten der Krebse, z. B. des Einsiedlerkrebses, der beim Verlust eines distal von der Bruchstelle abgebrochenen Beines den Stummel mit den Scheren packt und so lange daran zieht, bis dieser an der Bruchstelle abgeworfen wird (Morgan). Eine ähnliche Beobachtung machte Wege an der Wasserassel, die den Stumpf der im fünften oder sechsten Glied amputierten zweiten Antenne mit den Mandibeln abzureißen sucht. Ein Autotomieakt im gewöhnlichen Sinne ist das freilich nicht, sondern nachdem schon ein Teil der Extremität entfernt war, wird der Rest an der Stelle entfernt, an welcher die Ersatzmöglichkeit eine bessere ist.

Man hat auch eine Schutz-Autotomie von einer Flucht-Autotomie unterscheiden wollen, von der die erstere, weil durch einen starken Nervenreiz hervorgerufen, reflektorischer Natur, die andere jedoch dem Willen unterworfen sei (Piéron). Im ersteren Fall wurde das festgepackte Bein eines Gliedertieres oder der Eidechsenschwanz abgeworfen, im letzteren Fall schon bei der leichtesten Berührung fahren gelassen. Unter Umständen soll dies sogar noch vor der Berührung geschehen, was dann die Willensbeteiligung sehr nahe legen würde. Die Unterschiede dürften nur gradueller Natur und schwer festzustellen sein. Erwähnenswert ist die von Dawydoff gemachte Beobachtung, die als Willensbetätigung bei der Selbstverstümmelung gedeutet wird. Es handelt sich dabei um Eidechsen die in dichtes Gebüsch verfolgt wurden, das in einigen Gegenden Palästinas den Boden bedeckt und mit langen, spitzen Dornen versehen ist, welche auch den kleinsten Eidechsen das Hindurchkriechen nicht erlauben würden, ohne gestochen zu werden, wie denn auch die gefangenen Eidechsen stets die Spuren der Verwundungen durch die Stacheln zeigten. Der Beobachter trat überdies noch mit dem Fuß auf das Gebüsch, worin sich die Eidechsen versteckt hatten. Die Erwartung, daß sie durch diesen Reiz den Schwanz einbüßen würden, bestätigte sich indessen nicht, sondern sie kamen mit wohlerhaltenem Schwanz aus dem Gebüsch heraus, während dieser mit Leichtigkeit abbrach, wenn er nur mit der Hand berührt wurde. Das ist gewiß auffällig, wenn man auch den durch die Stacheln hervorgebrachten Stichreiz nicht als einen das Schwanzabwerfen auslösenden Reiz anerkennen oder eine Reflexhemmung für das Ausbleiben der Autotomie verantwortlich machen wollte (Slotopolsky). Erwünscht wäre es, wenn weitere Versuche zur Klärung der Frage nach der bloßen Reflexwirkung oder Willensbeteiligung beim Autotomieakt beitragen würden.

8. Kapitel

Die Regeneration eine ursprüngliche oder Anpassungserscheinung

Die Auffassung der Regeneration als ursprüngliche oder Anpassungserscheinung steht im engen Zusammenhang mit der Frage nach der Entstehung der im vorhergehenden Kapitel behandelten Fähigkeit des willkürlichen Abwerfens von Körperteilen. Der große Vorteil, den die Tiere von dieser Einrichtung haben, liegt so deutlich vor Augen, daß er nicht anzuzweifeln ist. Wenn gewisse Körperanhänge, an denen die Tiere leicht gefaßt und festgehalten werden können, so eingerichtet sind, daß sie sich leicht vom Körper ablösen, ohne daß dieser dadurch wesentlich geschädigt wird, so liegt der Nutzen auf der Hand, um so mehr, wenn die verlorenen Teile ersetzbar sind. Die allbekannten Beispiele des Eidechsenschwanzes, der Arthropodenextremitäten und andere vorher besprochene Einrichtungen lassen das ohne weiteres erkennen. Die Autotomie erweist sich also als vorteilhaft für die Erhaltung der mit dieser Einrichtung ausgestatteten Individuen, aber indem diese am Leben bleiben und zur Fortpflanzung gelangen auch für die Erhaltung der Art. Die Annahme, daß die dafür nötigen Einrichtungen in Anpassung an die Lebensverhältnisse der Tiere erworben oder doch befestigt und gesteigert wurden, liegt jedenfalls sehr nahe.

Autotomie ohne die Möglichkeit, die verlorenen Teile wieder neu zu bilden, würde längst nicht mehr von derselben Bedeutung sein. Schon dadurch sind beide Erscheinungen eng miteinander verbunden. Sowohl bezüglich der Autotomie wie der Regeneration wurde immer von neuem die Frage aufgeworfen, ob sie dem Organismus ursprünglich zukommende oder durch Anpassung entstandene Einrichtungen seien. Daß auch die Regenerationsfähigkeit eine den Organismen ungemein nützliche Eigenschaft ist, bedarf keiner weiteren Erörterung, so „nützlich und notwendig, daß wir uns die Lebewesen ohne diese Eigenschaft gar nicht existierend

denken können", wie Vöchting (1904) sagt. Dementsprechend finden wir sie bereits bei den Einzelligen gut entwickelt, wie auch die einzelnen Zellen die Fähigkeit der Regeneration besitzen (Kap. 1). Von den niedersten Lebewesen wurde schon früher ausgesprochen, daß sie ohne diese Fähigkeit nicht hätten entstehen oder erhalten bleiben können (Roux 1894). Nun gilt die hohe Bedeutung der Regeneration nicht nur für diese einfachsten Organismen, sondern vielleicht in noch höherem Maße für die Mehrzelligen, wie uns die vorherigen Ausführungen zeigten (Kap. 4 und 5).

Im Gegensatz zu anderen Auffassungen kam Weismann bei seiner Behandlung des Vererbungsproblems und später (1892—1902) zu dem Ergebnis, daß „die allgemeine Regenerationsfähigkeit sämtlicher Teile eine durch Selektion herbeigeführte Errungenschaft niederer und einfacher Tierformen sei, die im Laufe der Phylogenese und der steigenden Kompliziertheit des Baues zwar allmählich mehr und mehr von ihrer ursprünglichen Höhe herabsank, die aber auf jeder Stufe ihrer Rückbildung in bezug auf bestimmte, biologisch wichtige und zugleich häufigem Verlust ausgesetzte Teile durch speziell auf diese Teile gerichtete Selektionsprozesse wieder gesteigert werden konnte." Weismann betrachtet „die Fähigkeit eines Teiles, sich zu regenerieren, nicht als einen unmittelbaren und gewissermaßen unvermeidlichen Ausfluß des Wesens eines Bion, sondern als eine Einrichtung, die auch fehlen kann und die dort getroffen oder beibehalten wurde, wo sie nötig war im Interesse der Arterhaltung." Von einer allgemeinen Regenerationskraft kann also nach dieser Anschauung nicht gesprochen werden; die Einrichtung eines Teiles für Regeneration hängt vielmehr davon ab, ob „er im gewöhnlichen Verlauf des Lebens von häufigerem Verlust bedroht ist, sowie davon, ob er eine größere biologische Bedeutung für das Tier hat." Die Regenerationsfähigkeit erscheint demnach bei ein und derselben Tierart abgestuft nach dem Regenerationsbedürfnis der Körperteile, d. h. in erster Linie nach deren Ausgesetztheit.

Wie Weismann seine Auffassung des Regenerationsproblems aus den bis dahin darüber bekannten Tatsachen hergeleitet hatte, suchte er selbst wie eine Reihe anderer Autoren diese Annahme durch Beibringen weiteren Beobachtungsmaterials zu stützen, wobei die anscheinend sehr ausgeprägte Regenerationsfähigkeit ausgesetzter und leicht verletzbarer Teile gegenüber dem weit geringeren oder mangelnden Regenerationsvermögen solcher Organe, die geschützter oder im Körperinnern liegen, eine wichtige Rolle spielte. Gerade

in letzterer Hinsicht fanden diejenigen Autoren, welche mit Weismann die Regeneration als eine durch Selektion hervorgerufene Anpassungserscheinung betrachteten, eine sehr entschiedene Gegnerschaft vor allem in den Forschern entwicklungsphysiologischer Richtung, wie Th. Morgan, Przibram u. a., die auf Grund ihrer Versuche die Beziehungen der Regenerationsfähigkeit eines Körperteiles zu seiner leichten Verletzbarkeit durchaus in Abrede stellten. Im Gegenteil fanden sie ganz geschütztliegende Körperteile mit ungefähr ebenso großem Regenerationsvermögen wie jene ausgestattet.

Besonders war es die leichte Verletzbarkeit und die weitgehende Regenerationsfähigkeit der Arthropodenextremitäten, die nach dieser Richtung Verwendung fand. Wie sie im Weismann'schen Sinn benutzt wurde, geschah dies auch seitens der Gegner dieser Anschauung. Dabei spielte die im vorhergehenden Kapitel besprochene Einrichtung eine gewisse Rolle, daß die Gliedmaßen mancher Insekten, Spinnen und Krebse an bestimmten, vorgebildeten Stellen abbrechen. Durch zielbewußte Versuche an höheren Krebsen, besonders *Eupagurus* und *Palaemon*, stellten Morgan und Przibram fest, daß auch von solchen Bruchstellen aus, die proximal oder distal von den vorgebildeten Bruchstellen liegen, eine Neubildung der abgetrennten Teile erfolgt. Daraus schloß man, daß die vorgebildeten Bruchstellen eine sekundäre Einrichtung darstellen und die Regenerationsfähigkeit der Gliedmaßen nicht im Zusammenhang mit der Autotomie entstanden ist.

Außerdem erfolgt die Wiederherstellung auch an solchen Gliedmaßen, die zwischen zwei Gelenken abgeschnitten wurden, wie sich dies z. B. an den Beinen der Spinnen erzielen läßt (E. Schultz, P. Friedrich). Hier geht die Regeneration von einer Stelle aus, an welcher die Extremität beim freien Leben in der Natur kaum jemals oder jedenfalls nur höchst selten durchbrechen wird, so daß dieser Vorgang gegen die Auffassung der Regeneration als Anpassungserscheinung verwendet wurde. Ebenso auffallend erschien es, daß bei den von Morgan in größerem Umfang an Einsiedlerkrebsen unternommenen Versuchen nicht nur die freien und infolgedessen Verletzungen leicht ausgesetzten, sondern auch die verborgenen und gut geschützten Gliedmaßen nach Abtrennung wieder neugebildet wurden. Diese Krebse bergen den weichhäutigen Hinterleib in Schneckenschalen, die sie mit sich herumtragen und aus denen der festgepanzerte Vorderleib hervorragt. Von seinen zehn Gangbeinen werden nur die drei vorderen Paare zur Ortsbewegung und zum Nahrungserwerb ver-

wendet und nach außen vorgestreckt, während die folgenden zwei Beinpaare wie diejenigen des Hinterleibs in der Schale verborgen bleiben. Dementsprechend werden für gewöhnlich nur die freien Gliedmaßen des Vorderleibes von Verletzungen betroffen, wie dies häufig an den im Meer freilebenden Krebsen zu beobachten ist. Überdies sind diese Beine mit einem Bruchgelenk zum Abwerfen versehen, das bei den anderen nicht vorhanden ist.

Die Versuche sollten zeigen, wie sich die im Schneckenhaus verborgenen gegenüber den freien Gliedmaßen verhielten. Wenn auch die Regenerationsfähigkeit geringer ist als bei den vorderen Beinen, so ist sie doch entschieden vorhanden und es werden sowohl die beiden geschützten Brustbeinpaare wie die ebenfalls verborgenen Gliedmaßenpaare des Hinterleibes nach dem Abschneiden bald wieder regeneriert. Zwischen der Häufigkeit des Verlustes und der Regenerationsfähigkeit besteht nach dieser Auffassung kein Zusammenhang. Unabhängig von der größeren oder geringeren Verletzbarkeit der einzelnen Körpergegenden kann die Regeneration an den verschiedenen Stellen eintreten. Von einer Entstehung, ja selbst von einer Steigerung der Regenerationsfähigkeit durch natürliche Auslese kann nicht die Rede sein. Der fraglos vorhandene und selbst zugegebene Unterschied in dem Regenerationsvermögen der freien und der geschützten Gliedmaßen wird dabei nicht in Anschlag gebracht.

Auch die rudimentär gewordenen Hinterleibsgliedmaßen der männlichen Einsiedlerkrebse sind regenerationsfähig und dasselbe gilt für die ebenfalls zum Teil rudimentären und nur wenig oder überhaupt nicht mehr zur Ortsbewegung benutzten Extremitäten der perennibranchiaten Amphibien *(Proteus, Siren* und *Amphiuma*), an denen die Regeneration zwar recht langsam erfolgt, aber unzweifelhaft vorhanden ist (Goette, Kammerer, Morgan). In diesen und anderen Fällen ist die Verlustwahrscheinlichkeit infolge dauernden Gebrauchs oder besonderer Ausgesetztheit sehr gering und dennoch besitzen die betr. Körperteile die Fähigkeit der Regeneration.

Ein bemerkenswertes Beispiel für die Beziehungen der Widerstandsfähigkeit eines Körperanhanges zu seinem Regenerationsvermögen liefern die Fangbeine der Mantiden. Nach den von Bordage (1905) angestellten, eingehenden Versuchen erwiesen sie sich im Gegensatz zu den entsprechenden Gliedmaßen verwandter Gradflügler als regenerationsunfähig. Der daraus gezogene Schluß lag

nahe. Die Fangbeine haben beim Erfassen und Festhalten der Beute eine große Kraft auszuüben; Bruchstellen würden ihnen dabei nur hinderlich sein und der häufig wiederholte Verlust der Fangbeine wäre für ihren Nahrungserwerb jedenfalls sehr schädigend. Als die Vorderbeine zu Fangbeinen wurden, war es also für sie weit günstiger, die etwa vorhandenen Bruchgelenke und damit die Autotomie dieser Gliedmaßen aufzugeben. Daher auch das mangelnde Regenerationsvermögen. Doch stellte sich durch die ebenfalls an einem großen Material unternommenen Versuche von Prizbram (1906 bis 1919) heraus, daß letzteres nicht zutrifft und nur auf die Schwierigkeit bei der Aufzucht der zu den Versuchen verwendeten Mantidenarten zurückzuführen ist. Bei anderen, widerstandsfähigeren Arten *Sphodromantis bioculata*, *Stagmomantis carolina* u. a.) und schließlich noch bei der ebenfalls empfindlichen *Mantis religiosa* konnte die vollständige Ausbildung der Fangbeine nicht nur nach Entfernen einiger peripherer Glieder, sondern auch nach Verlust des Beines im Bereich des Femur erzielt werden. Die von A. L. Thomson (1922) an der sudanesischen *Sphodromantis bioculata* und an der nordamerikanischen *Stagmomantis carolinensis* wiederholten, sowie auf die japanische Mantide *Parathenodera angustifolia* ausgedehnten Versuche bestätigen diese Ergebnisse. Auf Grund der von ihm selbst wie von anderen Autoren gemachten Erfahrungen bestreitet Przibram (für die Gliedmaßen der Arthropoden) jeden Zusammenhang zwischen Regenerationsfähigkeit und Verlustwahrscheinlichkeit.

Solche und ähnliche Beispiele werden dafür ins Feld geführt daß die Regeneration keine Anpassungserscheinung, sondern eine den Organismen ursprünglich zukommende Eigenschaft ist. Ihr Vorhandensein bei den Einzelligen, ihre starke Verbreitung im Organismenreich und das Überwiegen bei den niederen Metazoen bestätigt diese Auffassung. Bedenklich ist es allerdings, daß in einzelnen Abteilungen des Tierreichs die Regenerationsfähigkeit so gut wie ganz fehlt; wir nennen die Hirudineen unter den Anneliden, sowie die Rotatorien, und Nematoden, die höchstens einen schwachen Anlauf zur Ausführung der Regeneration nehmen. Recht auffällig ist es ferner, daß ganz nahe Verwandte von Tieren, die ein großes Regenerationsvermögen besitzen, dieses nur in sehr geringem Maße oder auch gar nicht zeigen. Das gilt im allgemeinen für die rhabdocölen Turbellarien und auch für einige Tricladen *(Dendrocoelum, Planaria torva)*, während andere Planarien durch ein ungemein weitgehendes Regenerationsvermögen ausgezeichnet sind (Kap. 5 S. 176).

Nach allem, was wir bisher gehört haben, können wir nicht daran zweifeln, daß die Fähigkeit, verlorene Teile ganz oder teilweise zu ersetzen in der Tat eine den Organismen von vornherein zukommende Eigenschaft ist. Diese Auffassung wurde neben den schon vorher angeführten Autoren (im Anschluß an H. Spencer) auch von O. Hertwig (1906—1923) vertreten und in entsprechendem Sinn äußerten sich namhafte Botaniker wie Goebel und Vöchting. Außer der bereits erwähnten sehr entschiedenen Äußerung des letzteren bezüglich der ungemein hohen Bedeutung der Regeneration für die Organismen, weist er selbst darauf hin, daß unter Umständen von ihrem Nutzen nichts wahrzunehmen ist. Dies gilt z. B. für diejenigen Fälle, in denen sich Sprosse zum Bewurzeln und zur weiteren Ausbildung bringen lassen, ohne daß die geringste Wahrscheinlichkeit für eine Wiederholung dieses Vorganges in der freien Natur gegeben ist. Ebenso bezogen sich Goebels Beobachtungen auf Pflanzenteile, die Sprosse bilden, ohne daß sie unter gewöhnlichen Verhältnissen Gebrauch davon machen oder dies auch nur könnten, wenn sie auf natürlichem Wege von der Pflanze abgelöst würden. Derartige Fähigkeiten wurden deshalb nicht als durch Naturzüchtung erworbene, sondern als in der Organisation begründete, allgemeine Eigenschaften der Pflanze angesehen. Außerdem betont Goebel, daß bei den Pflanzen nicht diejenigen Teile, welche am leichtesten beschädigt werden, durch ein besonders großes Regenerationsvermögen ausgezeichnet sind.

Für die Tiere ist anzunehmen, daß dort, wo sich die Regeneration nicht findet oder nur mangelhaft entwickelt ist, sie wahrscheinlich zurückgedrängt wurde, weil sie aus irgendwelchen, in den Lebensverhältnissen oder in der Organisation begründeten Ursachen nicht mehr nötig erschien. Andererseits konnte sie gerade auch durch die Lebensverhältnisse eine Verstärkung erfahren und zu der bedeutenden Höhe gelangen, in welcher wir sie bei einer Reihe von Tieren fanden. Die bessere Regenerationsfähigkeit der Vorderbeine des Einsiedlerkrebses, um bei diesem beliebten Beispiel zu bleiben, würde dann doch auf ihre Ausgesetztheit zurückzuführen sein und wenn die geschützten Hinterbeine ebenfalls, allerdings schwächer regenerieren, so ist dies durch die ihnen ursprünglich zukommende Eigenschaft oder wie Weismann es ausdrückt, dadurch zu erklären, daß die Paguriden diese Fähigkeit von ihren frei (nicht in Schneckenschalen) lebenden Vorfahren übernahmen, bei denen auch die Hintergliedmaßen Schädigungen ausgesetzt und leicht verletzbar waren.

In dieser Verbindung sei auf die Ausführungen von K. Peter (1920 und 1926) verwiesen, der die Regenerationsvorgänge vom Standpunkte seiner Zweckmäßigkeitslehre behandelt und sie ausnahmslos als zweckmäßig ansieht. An einem besonderen Beispiel, den äußeren Kiemen der Amphibienlarven erläutert er ebenfalls den engen Zusammenhang zwischen Regenerationsfähigkeit und Verletzbarkeit (man vgl. hierzu auch Kap. 9 S. 284).

Im engsten Zusammenhang mit der Ersetzbarkeit von Körperteilen steht naturgemäß die Selbstverstümmlung. Wie die Regeneration hat man auch die Autotomie für eine ursprüngliche Eigenschaft der Organismen erklären wollen, doch ist es nicht besonders wahrscheinlich, daß ein freiwilliges Abwerfen von Teilen des Körpers zu dessen von Anfang an vorhandenen Eigenschaften gehörte. Diese Wahrscheinlichkeit wird noch verringert, wenn Einrichtungen hinzukommen, die das Abwerfen der betr. Teile erleichtern. Solcher Einrichtungen haben wir im vorhergehenden Abschnitt eine ganze Anzahl kennen gelernt und erfahren, daß manche von ihnen ziemlich komplizierter Natur sind. Derartige Einrichtungen können erst in Verbindung mit den Lebensverhältnissen dieser Tiere entstanden sein. Bei der Autotomie liegt jedenfalls ihre Auffassung als Anpassungserscheinung besonders nahe.

9. Kapitel

Die Regeneration der Gewebe und Organe

Wundverschluß und Wundheilung

Im vorhergehenden Kapitel war im Zusammenhang mit der Auffassung der Regeneration als Anpassungserscheinung von der Ersatzmöglichkeit geschützt liegender Körperteile die Rede und es drängt sich dabei von selbst die Frage auf, wie sich die inneren Organe in dieser Beziehung verhalten. Es liegt in der Natur der Sache, daß Regenerationsvorgänge in der Hauptsache außen am Körper verlaufen oder da am meisten auffallen, schon deshalb, weil die an der Körperoberfläche gelegenen oder gar von ihr abstehenden Teile am leichtesten geschädigt und am häufigsten ergänzt werden. Abgesehen davon, daß dabei auch innere Teile, Gewebe und Organe, beteiligt und überhaupt nicht zu entbehren sind, unterliegt es keinem Zweifel, daß diesen selbst ein mehr oder weniger weitgehendes Regenerationsvermögen zukommt. In welchem Maße dies der Fall ist, soll hier untersucht werden, doch sind dabei die inneren von den mehr nach außen gelegenen Teilen nur schwer zu trennen, so daß sich diese Betrachtungen am besten auf beide erstrecken, ebenso wie Gewebe und Organe schon deshalb kaum auseinander zu halten sind, weil sich diese aus jenen aufbauen.

Bei äußeren wie bei inneren Schädigungen des Körpers, teilweisen Zerstörungen und Verlust von Organen kommen Regenerationsvorgänge in Betracht und die Heilung äußerer oder innerer Wunden ist ohne solche nicht durchführbar, desgleichen die Ausbesserung von Schäden, die durch krankhafte Prozesse, Vergiftung oder auf andere Weise an äußeren oder inneren Organen hervorgerufen wurden. Daraus ergibt sich, daß diese Vorgänge am genauesten beim Menschen und bei den Säugetieren, allenfalls noch bei den übrigen Wirbeltieren untersucht wurden. Infolgedessen erhielten wir sehr eingehende Darstellungen darüber aus der Feder von Anatomen, pathologischen Anatomen und Chirurgen. Nachdem Aschoff (1895 und 1900) mit zwei Zusammenfassungen des Gebietes vorausgegangen war, folgte alsbald Marchands großes Werk

über die Wundheilung (1901). Barfurth berichtete nicht nur dauernd darüber, soweit dies in seinen, die gesamte Regeneration behandelnden, alljährlichen Zusammenfassungen (1891—1916) möglich war, sondern gab noch eine besondere Bearbeitung (1910). Goldzieher (1913) erstattet einen sehr eingehenden Bericht über die Regeneration der einzelnen Organe und P. Ernst (1922) gibt einen allgemeinen Überblick, während bei Schmincke (1921) entsprechend der Richtung des ganzen Werkes das Hauptgewicht auf die Methodik der zu erzielenden Gewebe- und Organregeneration gelegt, diese selbst dabei jedoch nicht vernachlässigt wird. Ganz neuerdings behandelt W. von Gaza (1926) die Wundheilung und in Verbindung damit die Organregeneration bei den höheren Wirbeltieren und beim Menschen, wobei das Verhalten der Zellen, ihre Umwandlung und der Stoffwechsel der Wundheilung besondere Berücksichtigung findet.

Abgesehen davon, daß die Lehrbücher der pathologischen Anatomie, so Kaufmann (1922) und Aschoff (1923) die Regenerationsvorgänge der Organe behandeln, bespricht sie Borst im letzteren Handbuch beim pathologischen Wachstum vom allgemeinen Standpunkt. In einer längeren Reihe inhaltreicher Abhandlungen untersucht A. Bier (1917—1923) auf Grund langjähriger Erfahrungen die Bedeutung der Regeneration für die Wiederherstellung verletzter oder sonst geschädigter Organe und eröffnet weite Ausblicke für ihre Heilwirkung, wenn ihr der nötige Spielraum gelassen wird.

Mit der Regeneration der Gewebe und Organe im engsten Zusammenhang steht die Wundheilung zumal bei Verletzungen an der Außenfläche des Körpers. Ihr und dem Wundverschluß muß deshalb eine allerdings nur kurze Betrachtung gewidmet werden, denn auch dieses Gebiet ist schon ein sehr großes, wie der Umfang einiger der oben genannten Werke zeigt und überdies aus der Verschiedenartigkeit nicht nur der in Betracht kommenden Körperteile, sondern auch der abweichenden Organisationsverhältnisse der betreffenden Tiere zu entnehmen ist.

1. Wundverschluß und Wundheilung

Bei niederstehenden Tieren mit sehr bildungsfähigen Geweben vollziehen sich Wundverschluß und Wundheilung ungemein einfach. Besteht der Körper wie bei den Coelenteraten und besonders bei den Hydroidpolypen in der Hauptsache nur aus den beiden epithelialen Zellschichten, so können sich diese auch bei Durch-

trennung des ganzen Körpers unschwer wieder zusammenschließen. Dies gilt sowohl für das äußere wie innere Blatt. Die besonders stark verletzten, nicht mehr lebensfähigen Zellen werden dabei ein-

Fig. 151. Querschnitte von *Chlorohydra viridissima*, *A* bald nach der Längsdurchtrennung des Polypen, *B* 4 Stunden später (nach O. Mattes 1925)

geschmolzen und aufgebraucht; jedenfalls stehen sie der Vereinigung der übrigen Zellen nicht weiter im Wege. Nachdem sich die Wundränder zusammengekrümmt und besonders die großen Entodermzellen aneinandergelegt haben (Fig. 151 *A* und *B*), beginnen

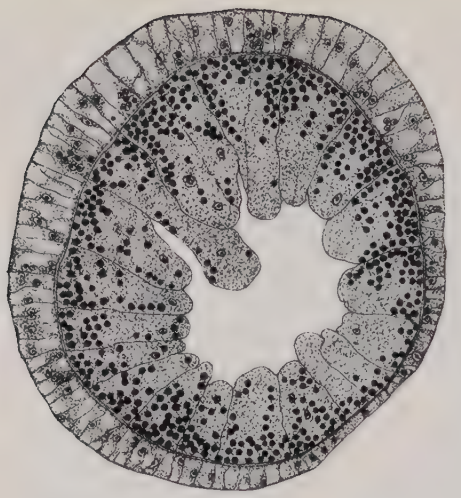


Fig. 152. Querschnitt des längs durchtrennten Polypen nach 28 Stunden; die Körperschichten wiederhergestellt, aber schwächer (nach O. Mattes)

sich die der Wunde anliegenden Ektodermzellen abzuflachen und über die Wundfläche auszubreiten (Fig. 152 — 154). Daß es sich dabei tatsächlich um eine Ausbreitung, eine Art Vorwachsen der Zellen des äußeren Blattes handelt, ist nicht zu bezweifeln (O. Mattes 1925). Je nach dem Umfang der Wunde und nach der Ausdehnung der Wundstelle können auch die Entodermzellen eine solche dünne Schicht bilden und die Wunde erscheint dann wie durch ein zweischichtiges Häutchen ge-

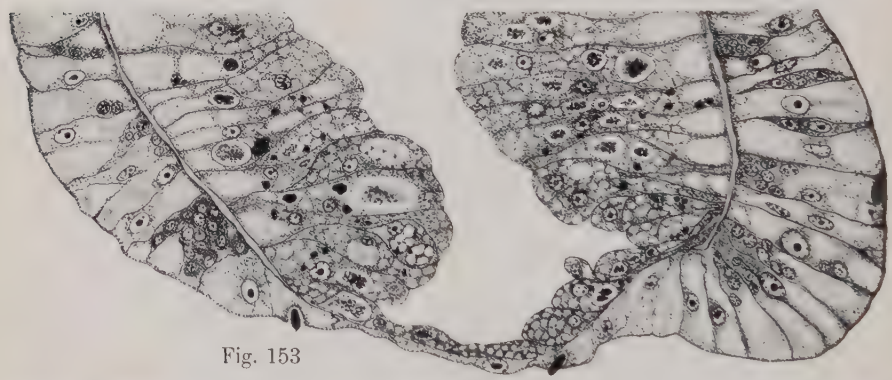


Fig. 153

Fig. 154

Fig. 153—154. Längsschnitte der vorderen Hälfte einer vor 4 Stunden quer durchtrennten *Pelmatohydra oligactis* und einer *Hydra vulgaris* nach 23 Stunden. Stützlamelle und Muskelfasern fehlen noch; am Wundrand die höheren Zellen der Epithelien, die sich über der Wunde stark abflachen (nach O. Mattes)

schlossen (Fig. 153 und 154). In der Nähe der Wunde und entfernter davon treten im äußeren, selten im inneren Blatt, sowie in den interstitiellen Zellen Mitosen auf, welche Zellenvermehrung mit Umlagerungen und Verschiebungen zur Wiederherstellung der durch die Verwundung verursachten Struktur und Form des Körpers dienen.

Die Wundheilung an *Hydra* wurde deshalb als erstes Beispiel gewählt, weil die Bauverhältnisse möglichst einfache sind und doch komplizieren sie sich auch hier schon etwas durch das Vorhandensein der zwischen den beiden Hauptblättern gelegenen interstitiellen Zellen. Gewiß können und werden diese bildungsfähigen Zellen Material für den weiteren Aufbau und das beginnende Wachstum des Körpers liefern. In welchem Maße dies geschieht, ist nicht leicht zu entscheiden. J. Kanajew (1925 u. 1926) tritt neuerdings besonders entschieden für die Anteilnahme der interstitiellen Zellen sowohl an der Bildung des äußeren wie inneren Blattes ein.

Die einfachen Verhältnisse der niederen Coelenteraten erfahren eine Änderung mit der Ausbildung einer Zwischenschicht, zumal wenn diese wie bei den voluminösen Medusen und Aktinien sehr umfangreich wird. Und noch mehr ist dies der Fall beim Auftreten des mittleren Keimblattes und seiner Abkömmlinge: Körperparenchym und Hautmuskelschicht, also bei den Plattwürmern. Die starke Ausbildung des Hautmuskelschlauches erlaubt auch hier noch, selbst beim Durchschneiden des ganzen Körpers einer Planarie durch Annähern der Wundränder infolge der Muskelkontraktion einen ziemlich vollständigen Wundverschluß. Dieser begünstigt die bereits in kürzester Zeit eintretende Wundheilung, denn unter dem Schutz der zusammengezogenen Wundränder kann die erste Umlagerung und Umbildung des dazwischen bzw. darunter liegenden Zellenmaterials erfolgen. Zunächst schieben sich Zellen des angeschnittenen Körperepithels über die Wundfläche, so daß beim Nachlassen der Muskelkontraktion und Erweitern des Wundrandes bereits eine dünne Epithellage vorhanden ist, unter der durch rege Teilung indifferenter Parenchymzellen eine Anhäufung von Bildungsgewebe zustande kommt (Fig. 155 *C*). Wenn nötig entsteht daraus ein Regenerationskegel. Ob diese zunächst indifferenten Zellen an der Neubildung des Körperepithels beteiligt sind und welche Teile sie zu liefern haben, wie auch ihre wirkliche Herkunft soll zunächst unberücksichtigt bleiben.

Die Vorgänge bei der Wundheilung sind nicht ganz leicht zu verfolgen und die Meinungen über die Beteiligung des Parenchyms bzw. des von ihm ausgehenden Bildungsgewebes sind infolgedessen recht geteilt (Steinmann 1916 und 1925). In ziemlicher Übereinstimmung mit den neueren Angaben von O. Bartsch (1923) sahen wir an Schnittserien, die von Herrn Dr. O. Mattes (1925) auf Grund einer Reihe

Regenerationsversuchen an Planarien hergestellt wurden, von dem infolge der Kontraktion am Wundrand verdichteten Epithel dessen Zellen sich über die Wundfläche neigen und fortschreitend über sie ausbreiten (Fig. 155 *A* und *B*). Ihre Wimpern bleiben dabei erhalten, stehen aber infolge der Zellendehnung weiter auseinander, wie auch Bartsch angibt. Indem sich die der Wunde anliegenden Epithelzellen strecken, wird dieser Unterschied wieder mehr ausgeglichen (Fig. 155 *A*—*C*).

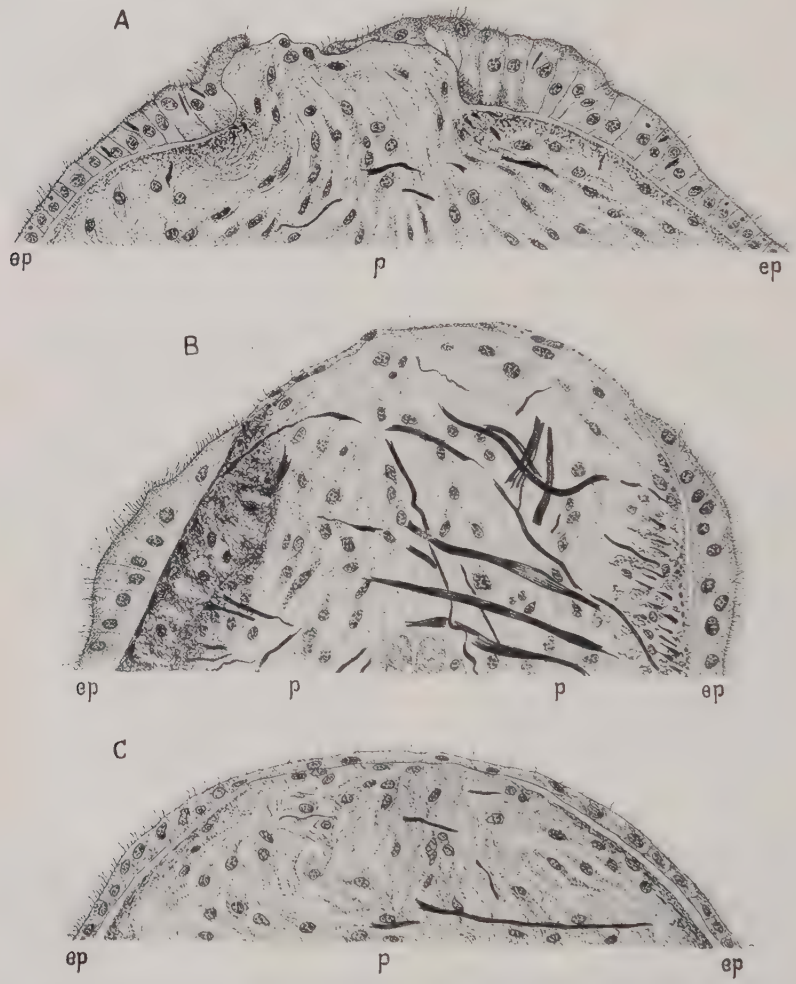


Fig. 155. *A*—*C* Drei Querschnitte von *Planaria gonocephala* zur Erläuterung der Wundheilung nach Anbringen eines ziemlich flachen, seitlichen (sagittalen) Längsschnittes, durch welchen der Seitenrand entfernt wurde; *A* nach $1^1/_2$ Stunde, Verdickung und Vordringen von Epithelzellen am Wundrand, *B* nach $5^1/_2$ Stunden, Überwachsen einer größeren Wundfläche durch das Epithel, *C* dessen weitere Ausbildung, $7^1/_2$ Stunden nach der Operation; *ep* Körperepithel, *p* Parenchymgewebe mit eingelagerten Muskelfasern (nach Versuchen und Präparaten von O. Mattes)

So wäre für die Herstellung des Körperepithels gesorgt. Nach unseren Wahrnehmungen geht sie vom Epithel aus, wie schon das Erhaltenbleiben der Wimpern zeigt; auch waren die Epithelzellen an diesen Präparaten recht deutlich von den darunterliegenden Parenchym zu unterscheiden. Letzteres scheint nicht immer der Fall zu sein, so daß die einzelnen Beobachter über die Entstehung des die Wundfläche überziehenden Häutchens insofern verschiedener Ansicht sind, als sie es zum Teil vom Epithel herleiten, aber auch die Parenchym- oder Bildungszellen sich daran beteiligen lassen, indem sich diese unter die oberflächlichen Zellen legen und zwischen sie einschieben, dadurch die zunehmde Verstärkung des Häutchens bewirkend (näheres darüber bei Stevens, Bardeen, Curtis, P. Steinmann, P. Lang 1913, G. Colosi 1922, O. Bartsch 1923.

Auch bei den Anneliden wird der Wundverschluß durch Kontraktion des Hautmuskelschlauches und zwar der Ringmuskulatur herbeigeführt, wie die an verschiedenen Polychaeten und Oligochaeten (von Rievel, Abel. Rabes, J. Nusbaum, Iwanow, Michel (1899 u. 1922) u. a.) ausgeführten Untersuchungen erkennen lassen, ebenso wie sie die darauf folgenden Vorgänge in ziemlich übereinstimmender Weise zeigen. Nachdem sich die Wundränder soweit genähert haben, daß (bei umfangreichen Querwunden z. B.) nur ein schmaler Längsspalt übrig bleibt, erfüllt sich dieser wie die darunter liegenden Partien mit einer ungemein starken Anhäufung lymphatischer Zellen, über die sich auch hier von dem die Wundränder bildenden Körperepithel Zellen hinüber schieben und die Wunde dadurch vorläufig überhäuten. Von den alten, sich durch Teilung vermehrenden Zellenelementen, sowie von neu auftretenden, zunächst indifferenten Zellen ausgehend, erfolgt die Neubildung der fehlenden Teile der Haut (Epithel und Muskulatur). Im ganzen sind auch bei diesen Tieren die in Frage kommenden Teile noch recht bildungsfähig.

Die Echinodermen sollten infolge der eigenartigen Beschaffenheit ihrer Haut einen besonderen Verlauf ihrer Wundheilung erwarten lassen, doch scheint das, was man darüber weiß, im ganzen mit den Verhältnissen bei anderen Tieren übereinzustimmen. Untersucht wurde sie eingehender bei Crinoiden, Asteriden und Ophiuriden (Dawydoff, Richters, Reichensperger, Schapiro, Nusbaum und Oxner). Danach waren nach Organisation und Art des Verlustes ziemliche Verschiedenheiten sogar individueller Natur bei ein und derselben Tierart vorhanden. Das Bedürfnis nach raschem Wundverschluß ist bei dem recht beträchtlichen Umfang der Wunde (durch Verlust eines oder mehrerer Arme) besonders stark und durch Einrollen und Annähern der Wundränder nach Möglichkeit befriedigt. Gewebsreste der Haut, Bindegewebs- und Muskelfasern, Nervenreste,

durch gerinnendes Blut verbacken, können die Wundfläche überdecken und eine Art Schorf bilden. Auch ist von einer strukturlosen, die Wunde überziehenden Haut, die Rede. Weitgehende Degeneration der nicht verwendbaren Elemente, unterstützt durch die Tätigkeit der Phagocyten, findet statt. Unterdessen sorgen starke Ansammlungen von Lymphocyten und Bindegewebszellen für eine weitere Überdeckung der Wundfläche, die durch das vom Rande her gelieferte Epithel überzogen wird. Auch die schon bald eingeleitete Neubildung der Organe (Nerven, Muskeln, Ambulakralkanäle) scheint von den alten Teilen auszugehen. So stellt sich das Bild im allgemeinen dar, dessen einzelne Züge und deren zeitliche Aufeinanderfolge je nach der Körperregion und spezifischen Organisation des betr. Tieres gewiß manchen Modifikationen unterworfen sind.

Von den Arthropoden hörten wir schon früher, daß die durch die Chitinbedeckung des Körpers bedingten besonderen Verhältnisse auch die Wundheilung dieser Tiere beeinflussen, indem ein recht fester, beinahe kapselartiger Verschluß an Stelle der verlorenen Teile, zumal der Gliedmaßen, gebildet wird, unter dem dann ziemlich ungestört die Neubildung der fehlenden Teile vor sich gehen kann (Kap. 5 S. 150, Fig. 112).

Auch bei den Weichtieren sahen wir mehr oder weniger umfangreiche Teile des Körpers neugebildet werden (Fig. 109 und 110, S. 146). Ihr Körper ist von dem einschichtigen Epithel bedeckt, unter dem die je nach der Körperregion verschieden starke Bindegewebs- und Muskelschicht liegt. Das ist eine den Bauverhältnissen der Anneliden vergleichbare Struktur der Körperdecke, so daß sich ein ähnliches Verhalten bei der Regeneration erwarten läßt, was durch die Ergebnisse der Versuche im ganzen bestätigt wird. Nach dem Abtrennen der Rückenpapillen des Nudibranchiers *Hermaea* (Fig. 110 *E*) schließt sich die Wunde alsbald durch Kontraktion der Ringmuskeln und auch wenn durch die Abtrennung der Fühler mit einem Teil des Kopfes größere Wunden hervorgebracht wurden, so kommt es dennoch auf dieselbe Weise zu ihrer Verengerung (A. Zucco Cucagna und J. Nusbaum). Auch bei dem marinen Prosobranchier *Nassa mutabilis* (Fig. 110 *D*) ziehen sich nach der Verstümmelung die Wundränder nach Möglichkeit zusammen, aber auch wenn die Wunde klaffend bleibt, wird sie durch das zerstörte Gewebe und durch einen aus dem Blutgerinnsel gebildeten Schorf verschlossen (Hanko). Techow beschreibt bei *Helix*

(Fig. 109 *A*—*C*) ein wulstartiges Erheben der Wundränder über die Wundfläche (Fig. 156 *A*). An dieser sammelt sich allmählich eine große Menge anscheinend lymphoider Zellen an, ähnlich wie es bei der Wundheilung von *Lumbricus* beobachtet wurde. Diese Zellenmasse setzt sich scharf von dem umgebenden Gewebe ab (Fig. 156 *A*). Über das Wundgewebe schieben sich dann vom Wundrand aus die sich abflachenden Epithelzellen hinüber (Fig. 156 *B*). Bezüglich

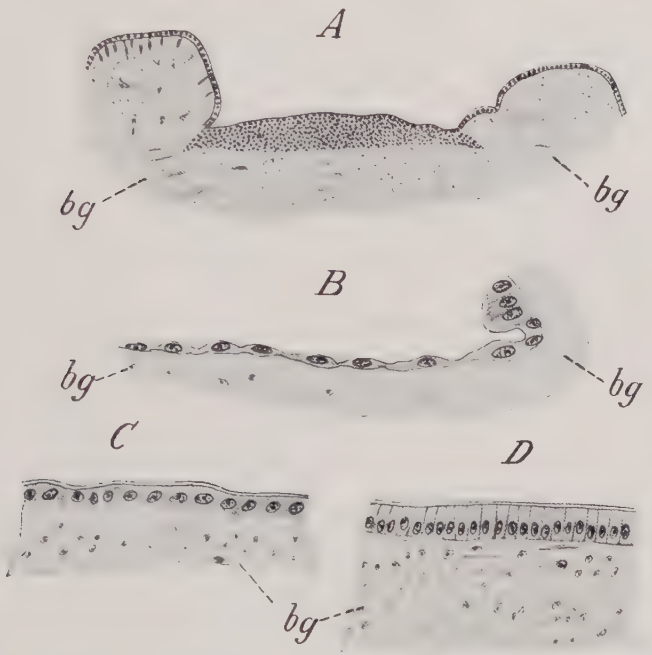


Fig. 156. Wundheilung unter Erneuerung des Körperepithels bei *Helix*; *A* die Wunde mit dem aufgewulsteten Wundrand, dazwischen das Wundgewebe (Blastem), *B* Vordringen der abgeplatteten Epithelzellen vom Wundrand über das Blastem, *C* und *D* weitere Ausbildung und Abgrenzung der Epithelschicht gegen das Bindegewebe (*bg*) (nach Technow)

dieses Vorgangs lauten die Angaben der genannten Autoren recht übereinstimmend. Kernteilungen im Epithel des Wundrandes verstärken den Eindruck, daß die Bildung der die Wunde überdeckenden Zellen von hier ausgeht. Schon binnen zwei Tagen ist (bei *Helix*) die Überwachsung der Wunde beendet und nach drei Tagen geht das zuerst ganz platte in ein kubisches Epithel über (Fig. 156 *B*—*D*). Die Ergänzung der Muskulatur scheint von den alten Muskelstümpfen her durch deren Sarkoplasten, vielleicht auch durch Beteiligung von

Bildungszellen des Blastems zu erfolgen (Zucco Cucagna, Nusbaum, Hanko und Techow).

Bei den Wirbeltieren liegen die Verhältnisse insofern etwas anders, als das Körperepithel mehrschichtig ist. Trotzdem bleibt die Epidermis der niederen Wirbeltiere noch ziemlich dünn, denn sie besteht erst aus wenigen Lagen von Zellen (Fig. 94—98, S. 130—131). Durch Annähern der Wundränder, gerinnende Blutmassen und erhärtende Gewebsreste, also durch Bildung eines Wundschorfes, kommt auch hier ein Wundverschluß zustande. Das Vorrücken von Epithelzellen des Wundrandes und zwar der mehr kubischen Zellen der unteren Epidermisschicht über die Wundfläche und das in Bildung begriffene Blastem ist ebenfalls (bei den Amphibien) festzustellen. Schon in kürzester Zeit, beim Oberarmstumpf der Salamanderlarve bereits nach einem halben Tage, ist der Epithelabschluß über der Wunde hergestellt, wenn auch die endgiltige Ausbildung noch zu erfolgen hat (C. Fritsch).

Die zunehmende Höhe der Organisation und Gewebsdifferenzierung beeinflußt wie die Regeneration so auch die Wundheilung Die Verschmelzung der Wundränder und glatte Vereinigung der Epithelschichten bei den Coelenteraten, eine ideale „Heilung per primam intentionem“ hält schon bei den niederen Würmern nicht mehr vor, wenn die Zellen kleiner und zahlreicher werden und das Körperepithel von Bindegewebe und Muskelfasern unterlagert wird. Dann schiebt sich schon früh zwischen die Wundränder ein vielleicht aus lymphoiden Zellen bestehendes oder ein Bildungsgewebe ein, das dann epithelial überhäutet wird, also eigentlich schon eine „Heilung per secundam intentionem“. darstellt. Bei den höheren Wirbeltieren und beim Menschen ist die Wundheilung selten oder nie eine primäre im Sinne jener einfach gebauten niederen Tiere, sondern durch Ausfüllen des Wundspaltes mit Blutgerinnsel, Gewebsresten und einwandernden Leucocyten, durch bald beginnendes Verarbeiten der überflüssigen Teile, weiteres Einwandern von Lymphocyten und Bindegewebszellen kompliziert sich der Vorgang. Auch die Bildung von Gefäßen läßt nicht auf sich warten und so kommt ein den Wundspalt ausfüllendes Gewebe zustande, welches zu dessen Heilung führt. Dazu wird durch die Überhäutung des Wundgewebes seitens der von den Wundrändern hervordringenden Epithelzellen der Anfang gemacht.

Alles das nennen die pathologischen Anatomen noch eine Primärheilung, die auch unter dem Schorf erfolgen kann, nämlich

dann, wenn die Gewebsreste mit Blut und lymphatischer Flüssigkeit krustenartig über der Wunde zusammentrocknen und dadurch eine ähnliche Schutzdecke über sie bilden, wie man sie auch bei wirbellosen Tieren findet.

Der primären pflegen die Pathologen die sekundäre Heilung gegenüber zu stellen, die ebenfalls unter dem Schorf (als sekundäre Schorfheilung) erfolgen kann. Von der primären Wundheilung ist sie hauptsächlich dadurch unterschieden, daß die (mit größerem Substanzverlust verbundenen) Wunden zu ihrer Heilung eine ausgedehnte Gewebsneubildung erfordern, die nur auf indirektem Wege zu erreichen ist und zwar durch das sogen. Granulationsgewebe. Dieses sich immer weiter vermehrende und schließlich den ganzen Wundraum erfüllende Gewebe zeigt eine körnige Oberfläche (Wundgranulation), die durch die Abteilung der nach oben aufsteigenden Gefäße mit umgebenden Blastem- und Wanderzellen in einzelne Bezirke hervorgerufen wird. Der epitheliale Überzug soll wie bei den früher besprochenen Formen der Wundheilung durch Vorrücken der bildungsfähigen Epidermis von den Wundrändern nach der Mitte hin entstehen. Näheres über diese Vorgänge findet man in Marchands großen Darstellungen der Wundheilung und Entzündung (1901 und 1924), sowie bei Borst (1923) und in anderen Handbüchern der pathologischen Anatomie (Kaufmann 1922). Vom chirurgischen Standpunkt widmete A. Bier (1917) dem Wundverschluß im Hinblick auf die dadurch geförderte oder gehinderte Regeneration und die Narbenbildung eine eingehende Betrachtung.

2. Narbenbildung und Ersatzgewebe

Ist die Wundfläche zu groß oder der Ersatz der verlorenen Teile aus einem anderen Grunde nicht möglich, so daß sie in der vorher erwähnten Weise von einem Granulationsgewebe erfüllt wird, dann geht dieses in das Narbengewebe über. In ihm treten die vorher reichlich vorhandenen Gefäße immer mehr zurück. Unähnlich dem sonstigen Bindegewebe erscheint es als ein ungeordnetes, dichtes und hartes, zum Schrumpfen neigendes Bindegewebe, in dem die für das betreffende Organ charakteristischen Zellenelemente fehlen. Infolgedessen kann es die diesem Organ zukommenden Verrichtungen nicht erfüllen und stellt ein zumeist ganz eigenartiges Ersatzgewebe dar. Durch die Narbenbildung erfolgt also keine echte, sondern nur eine scheinbare (falsche) Regeneration. Der Ersatz der fehlenden Teile durch eine Narbe ist deshalb unter Umständen unerwünscht, weil

sie als krankhaftes und zum mindesten anormales Gebilde schädlich wirken kann. Durch das Zurücktreten der Gefäße ist sie schlecht ernährt und wird gerade noch am Leben erhalten, weshalb sie sehr widerstandslos ist. Infolge ihres ungeordneten, wirren, derben und unverschieblichen Bindegewebes ist sie leicht verletzbar und hindert die Funktion der Teile, die sie verbindet. „Sie paßt daher ganz und gar nicht in den gesunden Körper hinein, wo alles seine zweckmäßige Struktur hat und alles harmonisch miteinander arbeitet" (Bier S. 1, 1917). Ebenso sagt Payr (S. 17, 1912): „Jeder Ersatz gesunden Parenchyms oder normalen Gewebes durch eine Narbe ist eine Minderwertigkeit. Die Narbe ist und bleibt eben ein zeitliches, nicht mehr verschwindendes Dokument in der Lebensgeschichte des Organismus".

Um keine solche scheinbaren, sondern tatsächliche Heilwirkungen zu erzielen, empfiehlt Bier das Offenhalten der Lücke, damit in ihr die wahre Regeneration nach Möglichkeit erfolgen kann. Die Lücke soll nicht auf mechanischem Wege, aber auch nicht durch das (nicht bildungsfähige) Granulationsgewebe versperrt werden, ehe nicht das Größtmögliche von jungem Keimgewebe gebildet ist. Bier selbst vergleicht diese Vorgänge mit denen in der Schwanzregion von Salamanderlarven,. Nach Torniers bekannten Versuchen erfolgt bei ihnen die Schwanzregeneration nur kümmerlich oder überhaupt nicht, wenn die Wunde vernäht und die Fortführung der Regeneration durch die bereits verheilte Haut anscheinend gehindert wird, während beim Offenlassen der Wunde des abgeschnittenen Schwanzes alle Teile hemmungslos zusammen arbeiten und ein vollständiger Schwanz entsteht.

Unter Umständen kann das Granulationsgewebe der Narbe in ein besser geordnetes, zweckdienliches und elastisches Gewebe (Biers „geordnetes Ersatzgewebe") übergehen, welches die Mängel der Narbe in weit geringerem Maße zeigt und sogar eine gewisse Verwendbarkeit bei den Funktionen des betr. Organes erlangt. Von den beschriebenen Fällen sei hier nur das besonders instruktive Verhalten der Knochenverletzungen (z. B. im Oberarmknochen und Schienbein) herausgegriffen, bei denen es sich um recht erhebliche, durch Resektion infolge pathologischer Veränderungen hervorgerufene Substanzverluste handelte. Die in dem einen Fall taubeneigroße Höhle (im Epiphysenteil des Oberarmknochens) zeigte sich mit einem ziemlich lockeren, elastischen Gewebe erfüllt. In diesen wie in anderen Fällen war keine schädliche Narbe, zwar auch ein „Flicken",

aber ein guter und brauchbarer entstanden, der weder entstellt noch belästigt. Äußerlich können derartige Wunden sehr gut geheilt erscheinen, so daß von der Hautnarbe wenig zu sehen ist. Die Haut wie die übrigen Weichteile bleiben über dem Ersatzgewebe verschiebbar; dieses erweist sich geeignet, Stöße aufzufangen und auch den sonstigen Verrichtungen des betr. Organes nach Möglichkeit zu genügen.

Ähnliches trifft nach Biers Darlegungen auch für andere Organe zu, z. B. für die Muskulatur, indem Teile des Muskels durch bindegewebsartiges Ersatzgewebe vertreten oder Sehnen gebildet werden, die zwar der gewöhnlichen Muskel- und Sehnenbeschaffenheit nicht recht entsprechen und narbenähnliche Bildung zeigen, aber dennoch zur Ausbildung des Substanzdefektes geeignet sind und an den Verrichtungen des Organes teilnehmen. Diese Ersatzbildungen, die sich im Gegensatz zur Narbe von ihrer Umgebung unabhängig gemacht haben, vermögen also die verlorenen Teile in nicht ungeeigneter Weise zu vertreten (A. Bier 1917).

Wie durch Verletzungen können Narben auch auf anderem Wege hervorgerufen werden, so durch die Wirkung von Fremdkörpern, durch die Toxine der gewöhnlichen Infektionserreger (Streptokokken, Staphylokokken), sowie der Syphilis, Gonorrhoe, des Karzinoms u. a., ferner durch chemische Gifte, Alkohol, Phosphor usw., z. B. bei der Leberzirrhose. Außer in den genannten Organen, der Haut, Muskulatur, dem Skelett können Narben auch in anderen Körperteilen: im zentralen und peripheren Nervensystem, an den Gefäßen, am Darmkanal und seinen Anhangsorganen, wie an den Nieren usw. gebildet werden. Ihr Umfang kann ein sehr beträchtlicher werden, wie dies außer in den schon genannten Fällen, bei ausgedehnten Knochenverunstaltungen an benachbarten Muskeln, Scheiden und Zwischengeweben oder infolge jahrelanger Wirkung von Nierensteinen zu beobachten ist, welche „die ganze Niere in eine ungeheure, mit der Nachbarschaft verbackene Schwiele verwandeln“ (1917 S. 2).

Die Bildung von Narben und Narbengewebe kann unter Umständen das Ausbleiben der Regeneration umfangreicher Körperteile zur Folge haben. Bei Tieren, die sonst sehr regenerationsfähig sind und sogar die verlorenen Extremitäten neu bilden, wie bei den Amphibienlarven, läßt sich dies durch künstliche Hervorrufung eines raschen Wundverschlusses verhindern (J. Schaxel 1921). An Stelle der entfernten Gliedmaße tritt ein narbiges Hautgewebe, wie dies in entsprechender Weise für die Chitinbildungen gilt, welche bei

Arthropoden für die an der Regeneration verhinderte Extremität eintreten (Schaxel und Adensamer 1923; man vgl. hierzu Kap. 15 Fig. 230 und 231).

3. Hautregeneration

Bei der Heilung von Wunden an der Körperoberfläche kommt vor allem das Körperepithel in Betracht und dementsprechend sahen wir es bei ganz verschiedenen Tierformen, von dem erhalten gebliebenen Epithel ausgehend, sich über die Wundfläche verbreiten (Fig. 151—155 S. 233—236). Wie für das einschichtige Körperepithel der Wirbellosen gilt dies auch für die mehrschichtige Epidermis der Wirbeltiere (Fig. 94 und 95 S. 130). Am augenscheinlichsten ist es bei den noch sehr regenerationsfähigen niederen Wirbeltieren, besonders bei den Amphibien. Über der bereits von einem mehrschichtigen Epithel bedeckten Wundfläche erhebt sich der Regenerationskegel und wächst allmählich zu der neuen Extremität aus, wenn es sich um den Verlust und die Neubildung einer solchen bei der Larve oder beim ausgebildeten Tier handelt (Fig. 95—101 S. 130—134). Innerhalb der Erhebung beginnt die Ausbildung der neuen Organe und außen diejenige der Haut. Diese wird mit allen zugehörigen Bestandteilen versehen, da ein vollständig normaler Körperteil entsteht; sie gelangt also in den Besitz der Hautdrüsen, Hautsinnesorgane, Nerven, Gefäße, Pigmentzellen und was sonst dazu gehört, wobei wir von dem epithelialen auf den bindegewebigen Anteil der Haut übergehen. Ebenso verhält es sich bei den regenerationsfähigen Wirbellosen, deren verloren gegangene Körperteile mit allem Zubehör neu gebildet werden, so daß man in der Haut der Turbellarien Kutikularsaum, Wimperbesatz und Stäbchen, bei den Anneliden Drüsenzellen, Bindegewebe und Hautmuskelschlauch, bei den Arthropoden die Chitindecke, Haare und Hautsinnesorgane, bei den Mollusken die Kutikula, Drüsen, Bindegewebe- und Muskelfasern findet, um nur einiges anzuführen.

Auch bei höher stehenden Wirbeltieren kann noch eine sehr weitgehende und so gut wie vollständige Regeneration der Hautdecke erfolgen; es sei nur an den regenerierten Eidechsenschwanz mit seiner Beschuppung und den sonstigen zugehörigen Bestandteilen erinnert, wenn auch der neugebildete Schwanz, im Innern durchaus nicht die Vollkommenheit des alten erlangt. Epidermoidale Gebilde wie der Schnabel werden auch bei den Vögeln wiederhergestellt (Kap. 5 S. 127). Die Bildungsfähigkeit der Haut ist

gerade bei diesen Tieren eine sehr weitgehende, wie der andauernde Ersatz der abgestoßenen äußeren Epidermislagen, die Häutung der Reptilien, die Mauser der Vögel und auch der Haarwechsel der Säugetiere zeigen (Kap. 4 S. 96ff.). Aber abgesehen von dieser physiologischen Regenerationsfähigkeit einzelner Teile und der Epithelerneuerung bei Überhäutung der Wunden erweist sich die Haut der Säugetiere und des Menschen nicht gerade als ein Organ, dessen tadellose und vollständige Wiederherstellung möglich ist.

Obwohl die neugebildeten Teile der Haut den alten äußerlich mit der Zeit sehr ähnlich werden, bestehen in der Struktur dennoch recht beträchtliche Verschiedenheiten, welche die neuen Teile längst nicht als vollwertigen Ersatz, sondern schließlich doch nur als Narbe erscheinen lassen. Vor allem fehlen die für die Säugetierhaut kennzeichnenden Gebilde, die Haarbälge, Talg- und Schweißdrüsen, vermutlich auch und zunächst jedenfalls die Sinneswerkzeuge. Die Lederhaut besteht nur aus einem sehr faserreichen, derben Bindegewebe und erlangt ihre frühere Geschmeidigkeit und Festigkeit nicht wieder. Zwar stellen sich die Druck-, Wärme-, Kälte- und Schmerzempfindung wieder ein, aber die Fähigkeit der Wärmeregulation und Ausscheidung ist dauernd verloren. Infolgedessen sind die Hautnarben gegen äußere (mechanische, Temperatur- und andere) Einflüsse sehr empfindlich und werden durch sie leicht geschädigt, so daß die Narben weit eher als gesunde Hautteile abgenutzt werden.

Wenn bei der Heilung unter dem Schorf durch ihn die „Lücke“ versperrt und die Regeneration noch mehr gehindert wird, entstehen die dauernd verbleibenden Hautdellen, wie sie von oberflächlichen Schienbeinverletzungen und besonders von den Pockennarben bekannt sind. Ob übrigens die gesamte Wiederherstellung der Haut vom Rande und nicht auch von der Unterlage her erfolgt, erscheint insofern zweifelhaft, als nach Bier (1918, XVI 1, S. 1122) in vielen Fällen die Narbenmitte bereits sehr gut, die Randzone jedoch nur unvollkommen oder überhaupt nicht innerviert ist.

Wie von Marchand (1901 und 1924) und ebenso von anderen pathologischen Anatomen, Klinikern und Chirurgen festgestellt wurde, ergibt sich aus alledem, daß eigentlich wider Erwarten die Haut der höchsten Wirbeltiere nur unvollkommen regenerationsfähig ist und ihre Verletzungen nur durch Narbenbildung ausgeglichen werden können.

4. Regeneration von Schleimhäuten (Epithelien)

Epithelien sind im Körper der wirbellosen und Wirbeltiere sehr verbreitet; sie finden sich von der Körperdecke und den Drüsen, den drüsigen Organen, Sinnesorganen, Nervensystem, Darmkanal samt Anhangsorganen, Respirationsorganen, Gefäßen und der Leibeshöhle bis zu den Nieren und Genitalorganen; die gesamte Frage ihrer Neubildung nach Verletzung kann also hier nicht aufgerollt werden. Überdies hatten wir schon bei Besprechung der Wundheilung und Hautregeneration mit ihnen zu tun. Im allgemeinen wird es sich so verhalten, daß die Epithelien der genannten Organe von ihresgleichen ersetzt werden, indem sich die benachbarten Zellen über die Gegend des Verlustes auszubreiten suchen und sich dabei (zumeist auf mitotischem Wege) vermehren. Immerhin besteht die freilich umstrittene Möglichkeit einer Neubildung des Epithels aus dem darunterliegenden, aus indifferenten Zellen entstandenen Blastem.

Ohne weiteres gegeben erscheint der Ursprung neuen Zellenmaterials bei mehrschichtigem Epithel mit ihrer Bildungsschicht in den unteren Regionen, aber auch bei einschichtigen Epithelien, z. B. des Darmkanals (Fig. 90 S. 122) und der Leitungswege des Genitalapparates (Uterus) können Bildungsherde von Zellen in Form der sogen. Krypten vorhanden sein. Wie ungemein groß das Regenerationsvermögen von Schleimhäuten sein kann, zeigt am besten die nach Menstruation und Geburten regelmäßig, wie auch nach künstlicher Vernichtung (Ausschaben, Wegätzen, Verbrennen) in größtem Umfang eintretende Neubildung der Uterusschleimhaut.

In drüsigen Organen können die Drüsenzellen selbst eine gewisse Bildungsfähigkeit bewahren und unter gewöhnlichen Verhältnissen oder bei besonderen Anlässen sich als teilungsfähig erweisen. In höherem Maß gilt dies jedoch von ihren Ausführgängen, indem bei den Milch-, Speichel- und Tränendrüsen oder bei der Bauchspeicheldrüse die Epithelien der sprossenden Ausführungsgänge neue Drüsenkomplexe aus sich hervorgehen lassen. Jedoch kann das Epithel sowohl, wie das darunter liegende Bindegewebe und die Muskulatur nach Verletzungen zumal größeren Umfanges in nur unvollkommener Weise regeneriert werden, so daß es in der vorher besprochenen Weise zur Narbenbildung kommt.

5. Bindegewebsregeneration

Bindegewebsartige Bildungen, die in zunehmendem, oft sehr erheblichem Umfang die beiden Epithellagen, das äußere und innere

Blatt des Körpers, auseinander drängen, beeinflussen schon bei den Coelenteraten den sonst sehr einfachen Verlauf der Regeneration. Echtes Bindegewebe findet sich von den Plattwürmern an in geringerer oder stärkerer Entwicklung allenthalben im Körper der Wirbellosen, wie auch der Wirbeltiere. Daher sahen wir es bereits bei der Wundheilung und Hautregeneration stark beteiligt, wobei wir erfuhren, daß es zwar für die Heilung der Wunden selbst sehr bedeutungsvoll, für die Herstellung der verlorenen Teile hingegen durchaus nicht immer nützlich ist, sondern durch Lieferung ungeeigneten Gewebes an deren Stelle (Narbenbildung) und Hemmung oder Verhinderung der wahren Regeneration sogar schädlich wirken kann.

Das Bindegewebe ist also befähigt, nicht nur Verluste zu ersetzen, die seinen eigenen Bestand betreffen, sondern weit darüber hinaus, Material für einen freilich nur recht notdürftigen Ersatz anderer Gewebs- und Organteile zu liefern. Dies geschieht unter Umständen in sehr großer Ausdehnung, wie die früheren Ausführungen über die Narbenbildung zeigten (S. 241ff.). Aber auch bei der echten, zweckdienlichen Regeneration müssen große Mengen von Bindegewebe neugebildet werden, es sei nur an das den größten Teil des Körpers erfüllende Parenchym der Plattwürmer, das reiche Bindegewebe der Molluskenhaut und dasjenige der Stachelhäuter erinnert, bei denen der starke bindegewebige Anteil der Körperdecke Lieferant und Träger mannigfacher Gebilde besonderer Art ist. Bei den genannten und anderen, sich ähnlich verhaltenden Tieren werden höchst umfangreiche Teile des Körpers nach Verlust neugebildet und mit ihnen große Massen von Bindegewebe. Zu Neubildung von Bindegewebe in beträchtlichem Umfang kommt es auch bei Entzündungsvorgängen. Die dabei stattfindenden Zellvermehrungen und Zellveränderungen unter Beteiligung anderer Zellenelemente sind ungemein verwickelter Natur und wohl noch schwerer zu beurteilen als diejenigen bei den eigentlichen Regenerationsprozessen (A. Maximow 1902—23, O. Lubarsch 1923, F. Marchand 1924). Von den vermutlichen Umbildungsvorgängen der Bindegewebszellen, z. B. von ihrer Beteiligung an der Neubildung von Knochengewebe an Stellen, wo es nicht zu erwarten ist, wird bei Behandlung der Metaplasie noch zu sprechen sein (Kap. 10 S. 319ff.).

Bei der Regeneration des Bindegewebes treten Mitosen in seinen Zellen auf, ein Beweis für ihre tatsächliche Beteiligung an den

Neubildungsvorgängen. Die jungen Zellen sind protoplasmareicher und gegenüber den gestreckten alten Bindegewebszellen von runder Gestalt bis sie sich ebenfalls strecken und zu der früheren Spindelform auswachsen. An und in ihnen, wie auch durch Ausfaserung ihrer Enden kommt es zur Fibrillenbildung. Lagen die jungen bildungsfähigen Zellen dichter gedrängt, so weichen sie jetzt infolge des zunehmenden Auftretens der Zwischensubstanz auseinander. Derartig würde sich etwa die Bindegewebsneubildung nach Verletzung im Unterhautbindegewebe vollziehen (F. Marchand), aber dies soll nur die ganz allgemein gehaltene Darstellung eines besonderen Verhaltens, etwa der Bindegewebsregeneration in der Haut des Menschen sein. In anderen Teilen des menschlichen Körpers oder der Säugetiere, weit mehr aber noch bei den übrigen Wirbeltieren oder gar bei den Wirbellosen liegen die Bedingungen für den Ersatz des Bindegewebes ganz anders, wie es selbst von sehr verschiedener Beschaffenheit und der Begriff Bindegewebe in den einzelnen Abteilungen des Tierreiches ein recht verschiedenartiger ist.

Nicht nur daraus ergeben sich mannigfache Verschiedenheiten im Verlauf wie in der Auffassung des Regenerationsvorganges, sondern vor allem auch aus der Beteiligung anderer Zellenelemente. So kommen bei den mit Zellwucherungen verbundenen Entzündungsvorgängen im menschlichen Körper außer wirklichen Bindegewebszellen, die in Vermehrung und Umgestaltung begriffen sind und wohl auch bewegliche Form anzunehmen vermögen, noch Wanderzellen anderer Art, Lymphocyten u. a. in Betracht. Aber auch unter den einfacheren und leichter zu überblickenden Verhältnissen echter Regeneration selbst bei niederstehenden Tieren ist es schwer zu sagen, ob die Neubildung des Bindegewebes nur von diesem oder nicht vielmehr auch von den indifferenten Zellen eines Bildungsgewebes (Blastems) ausgeht, wie es so häufig beim Reparationsvorgang aller möglichen Tiere angetroffen wird. Aus dem Wundgewebe gehen gewiß Bestandteile des Körperparenchyms der Würmer und Weichtiere, wahrscheinlich aber auch Bindegewebselemente anderer Tiere (Echinodermen u. a.) hervor, wie das indifferente Wundgewebe der Wirbeltiere zum Granulationsgewebe und ausgesprochenem Bindegewebe wird. Die Modifikationen, welche dieses selbst in der Narbe oder beim Übergang in die spezifischen Formen des Bindegewebes erfährt, können hier nicht besprochen werden (man vergleiche hierzu Aschoff, Marchand; Maximow, Borst, Lubarsch, Bier, Goldzieher u. a.).

6. Regeneration des Fettgewebes

Nach seiner Lage im Körper der Wirbeltiere ist deren Fettgewebe häufigen Verletzungen ausgesetzt und es fragt sich, ob seine Reste selbst den Verlust auszugleichen vermögen, oder ob bei seiner nahen Verwandtschaft mit dem Bindegewebe dieses in der Lage ist, in seinen eigenen Zellen Fettröpfchen anzusammeln. Anscheinend ist beides möglich. Nach älteren und neueren Untersuchungen geht die Regeneration des Fettgewebes von kernhaltigen protoplasmatischen Zellresten innerhalb der „Fettblasen" aus, die große vakuoläre Zellen und vielkernige Riesenzellen bilden (Marchand 1920). Außerdem sollen einwandernde Lymphocyten durch Fettaufnahme wachsen und ebenfalls zu großen vakuolenreichen Zellen werden wie die Abkömmlinge der Fettzellen selbst. Ferner können gewöhnliche Bindegewebszellen eine Umwandlung zu Fettzellen dadurch erfahren, daß zunächst kleinste Fettröpfchen in ihnen auftreten, die allmählich zu größeren Tropfen zusammenfließen.

7. Knorpel- und Knochenregeneration

Ein für den Chirurgen ungemein wichtiges und daher viel bearbeitetes Gebiet. Leider besteht auch auf ihm der große Unterschied zwischen den höchsten und den niederen Vertretern der Wirbeltiere. Der junge, doch auch noch der erwachsene Salamander ist befähigt, die Gliedmaßen in ihren verschiedenen Teilen, sogar vom Grunde aus neu zu bilden und damit auch das gesamte Extremitätenskelett zu ersetzen. Schon beim Frosch geht das nicht mehr und bei den Reptilien ist gar nicht daran zu denken; die Eidechse vermag in ihrem regenerierten Schwanz keine Wirbel, sondern nur einen diese ersetzenden Knorpelstrang zu bilden (Kap. 5 S. 128ff.).

Obwohl bei den Salamanderlarven mit ihren aus großen und nicht besonders zahlreichen Zellen bestehenden Skeletteilen (Fig. 94 98 S. 130) die Verhältnisse recht übersichtlich liegen, sind die Meinungen über die Herkunft des neuen Zellenmaterials dennoch geteilt. Es wird sowohl eine Neubildung des Knorpels von den noch knorpligen Skeletteilen, wie auch eine solche durch Differenzierung der spezifischen Zellen aus dem Bildungsgewebe (Blastem) angenommen. Im ersteren Fall müßte eine lebhafte Vermehrung der Knorpelzellen stattfinden, die auch beschrieben wird. Ob sie für die Neubildung der gesamten Skeletteile ausreicht, erscheint zweifelhaft. Jedenfalls setzt sich das Bildungsgewebe in dichter Masse dem Skelettstumpf

an (Fig. 101 S. 134) und man gewinnt durchaus den Eindruck, als ob die in der Fortsetzung des alten Skeletts liegenden neuen Teile aus dieser Gewebsmasse hervorgingen. Die Grenze zwischen den sich lebhaft teilenden und dadurch immer kleiner werdenden, nicht mehr die frühere Differenzierung aufweisenden Knorpelzellen und dem gänzlich indifferenten Gewebe dürfte schwer zu ziehen sein. Die Möglichkeit besteht also, daß beide Vorgänge ineinander greifen. Da jedoch die Skelettbildung auch nach vollständiger Entfernung des alten Skeletts, den Schultergürtel inbegriffen, erfolgt und zwar in diesem Fall nur aus dem Blastem, so spricht die größere Wahrscheinlichkeit zum mindesten für dessen Beteiligung an der Skelettbildung auch wenn die alten Teile noch vorhanden sind (Wendelstadt 1901, 1904, K. Gläser 1910, C. Fritsch 1911 u. a.).

Wie schon vorher (Kap. 5 S. 135) angegeben wurde, ließ sich bei Larven von Salamandern und Tritonen das gesamte Extremitätenskelett mit dem Schultergürtel entfernen und es wurde bei der Regeneration der Gliedmaße neu gebildet, wodurch die früheren Angaben, nach denen eine Neubildung von Knochen ohne vorhandene Reste von solchen widerlegt waren (C. Fritsch 1911, J. Schaxel 1921). Allerdings handelte es sich dabei um die Regeneration der ganzen Extremität. Aber auch wenn die proximalen Knochen (Oberarm und Schultergürtel) entfernt und der Arm nachher im Ellbogengelenk abgeschnitten wird, erfolgt trotz gänzlichen Fehlens der Knochen von der Schnittfläche aus die Neubildung des Unterarms und der Hand mit den ihnen zukommenden Skeletteilen (P. Weiss 1922 und 1925). Die vom Bildungsgewebe ausgehende Neubildung des Knochens wird dadurch besonders klar erläutert (vgl. auch Kap. 11 und 24).

Ausgewachsene Salamander, deren Skelett verknöchert ist, zeigen im ganzen dieselben Vorgänge, nur daß diese eine weit längere Zeit, etwa das dreifache von dem Verlauf bei der Larve in Anspruch nehmen. Letzteres ist schon dadurch erklärlich, daß die festere (Knochen-)Substanz den ebenso wie am Knorpel (durch die Tätigkeit der Leucocyten) stattfindenden Resorptionsvorgängen einen stärkeren Widerstand entgegen setzt. Nach dem Abbau des nicht verwendbaren Materials tritt auch hier, wie bei der Larve, die Masse des Bildungsgewebes in Verbindung mit den alten Teilen und zwar kommt es ebenfalls zunächst zur Knorpelbildung, worauf dessen Verknöcherung vor sich geht. Was die Heilung von Knochenbrüchen anbetrifft, so fand H. Wurmbach bei seinen im hiesigen Institut an Molchen angestellten Versuchen, daß die Bildung der neuen Skelettsubstanz von dem aus Osteoblasten und Bindegewebszellen hervorgegangenen Blastem erfolgt, wobei in reichem Maß Knorpel entsteht. Das Gewebe der Markhöhle scheint bei den Molchen keinen Anteil an der Bruchheilung zu haben. Auffällig

ist deren lange Dauer, denn sie nimmt ungefähr ebenso viel Zeit in Anspruch wie die Neubildung der verlorengegangenen ganzen Gliedmaße.

Während bei den niederen Wirbeltieren, denn auch die Fische sind ziemlich regenerationsfähig (Fig. 103 S. 137) recht umfangreiche Teile des Knorpel- und Knochenskeletts neu gebildet werden können, handelt es sich bei den höheren Wirbeltieren, besonders bei den

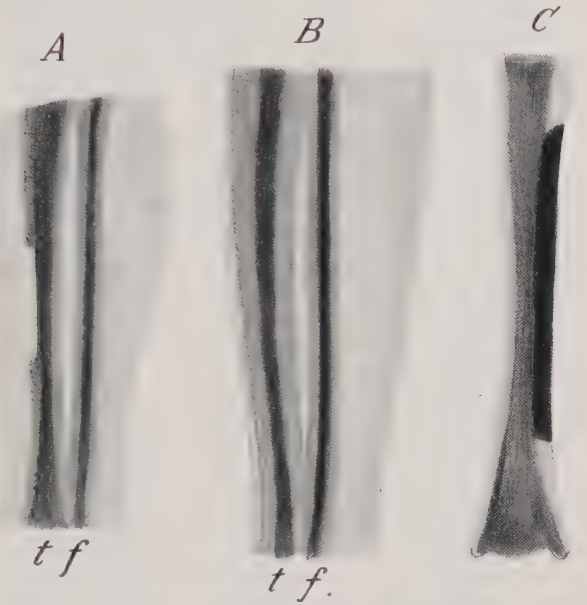


Fig. 157. *A* Entnahme eines Transplantats aus dem Schienbein eines 7jährigen Mädchens zur Beseitigung einer Pseudarthrose des anderen Schienbeines; *B* Aufnahme des vollständig regenerierten Knochens nach $4^2/_3$ Jahren, *t* Tibia, *f* Fibula; *C* Entnahme und Wiederherstellung eines $16^1/_2$ cm langen, bis in die Markhöhle reichenden Knochenstückes des Schienbeines mit der vorderen Kante von einem 13jährigen Knaben, 31 Tage nach der Operation. Ausfüllung der Lücke mit zunächst strukturlosem Knochen in durchaus normaler Form (nach den Röntgen-Aufnahmen von A. Bier 1917 und 1918)

Säugetieren und zumal beim Menschen, bei dem diese Vorgänge wegen ihrer praktischen Bedeutung genauer verfolgt wurden, um verhältnismäßig geringere Knorpel- und Knochenteile, die ersatzfähig sind.

Die Neubildung von Knochensubstanz kommt hauptsächlich bei Knochenbrüchen in Frage, wenn die getrennten Teile wieder in möglichst zweckdienliche Verbindung miteinander gebracht werden sollen oder dann, wenn bei operativen Eingriffen derartige Vereinigungen oder geeignete Enden für die Herstellung von Gelenken

zu schaffen sind. In höchst lehrreicher Weise wird die Fähigkeit des Knochens zum Ersatz verlorener Teile durch die Entnahme von nicht unbeträchtlichen Stücken erläutert, wie sie sich bei der Ausführung von Transplantationen als nötig erweist. Dies geschieht z. B. am Schienbein, dessen vordere Kante als Crista tibiae in so scharfer Weise ausgeprägt ist. Hier können Stücke von mehr als 15 cm Länge (mit der die Außenfläche deckenden Fascie und dem Periost) von entsprechender Breite und Dicke, d. h. bis in die Markhöhle reichend herausgenommen werden, um in verhältnismäßig kurzer Zeit, etwa nach Verlauf einiger Monate, samt Markhöhle, Periost und Fascie wieder ersetzt zu werden (Fig. 157). „Die vordere Kante wird genau so scharf, wie sie war und geht gleichmäßig in die unverletzte Nachbarschaft über" (Bier 1923). Die erstrebenswerte Formgleichheit der neugebildeten mit den früher vorhandenen Teilen bezeichnet Bier als wahre Regeneration. Für ihr Gelingen kommt Umfang und Art des Verlustes in Betracht. Die Bedeutung der Resektionsform für die Beurteilung der Regenerationsfähigkeit der Knochen, eine für den Chirurgen wichtige Frage sucht E. Redenz (1925) auf eine wissenschaftliche Basis zu stellen.

In einem von B. Martin beschriebenen Fall wurde einem 24 Jahre alten Soldaten zur Ausführung einer Transplantation aus der Mitte der rechten Tibia ein „Periostknochenspahn" entnommen, der über die Vorderkante hinüberreichte. Die dadurch entstehende Lücke war 4,5 cm lang und 1,6 cm breit; in ihrer ganzen Erstreckung lag das Knochenmark frei. Die Lücke wurde mit Blutgerinnsel erfüllt und die Haut darüber geschlossen. Die Markhöhle blieb dauernd erhalten und wurde nur soweit eingeengt als bei der Operation die Marksubstanz mit entfernt worden war. Schon nach $2\frac{1}{2}$ Monat zeigte sich die Lücke zur Hälfte mit einer Knochenneubildung erfüllt und zwar schien diese in der Hauptsache von der Tiefe, also vom Endost ausgegangen zu sein. Der Knochenersatz machte weiter gute Fortschritte, wie aus den Abbildungen (Fig. 158) zu entnehmen ist. Die nach Verlauf eines Jahres vorgenommene Untersuchung ließ eine vollständige Wiederherstellung des Schienbeins erkennen, das nur noch unbeträchtliche Unebenheiten zeigte (Fig. 158 *C*); davon abgesehen war auch die vordere Tibiakante gänzlich hergestellt. Es war eine gute Vernarbung eingetreten und die Haut erwies sich auf der Unterlage überall gleichmäßig verschiebbar.

Natürlich gibt es eine Fülle von Beobachtungen über die Wiederherstellung von Knochendefekten und Neubildung der Knochensubstanz nach Knochenbrüchen und krankhaften Schädigungen der Knochen, da derartige Operationen andauernd von den Chirurgen vorgenommen werden. Auch nur einigermaßen erschöpfend darauf einzugehen ist hier unmöglich, so daß auf die vorerwähnten, von medizinischer Seite gegebenen Zusammenfassungen (S. 231 u. 232), sowie auf besonders daraufhin gerichtete Untersuchungen (Bier, Martin, Rohde, Zondek, Lexer und zahlreiche andere) verwiesen werden muß. In der Wiederherstellungschirurgie von Lexer (1920) wird eine sehr eingehende, von vielen instruktiven Abbildungen begleitete Darstellung dieser Vorgänge gegeben.

In solchen, wie in den vorher beschriebenen Fällen der Ausfüllung von Knochenlücken unterliegt es keinem Zweifel, daß sie vom Knochen selbst bewerkstelligt wurde. Dafür scheint es jedoch wesentlich zu sein, daß die Lücke bis in die Markhöhle reicht, denn wenn dies bei Röhrenknochen nicht der Fall ist, erfolgt die Regeneration in weit unvollkommener Weise, so daß die Lücke nicht ganz ausgefüllt wird und dauernd eine Delle an der Oberfläche des

Fig. 158. Entnahme eines Transplantats aus dem Schienbein eines 24jährigen Mannes nach 6 Tagen (*A*), 10 Wochen (*B*) und knapp einem Jahr (*C*), Erläuterung im Text S. 252 (nach B. Martin 1919)

Knochens verbleibt. Es müssen also bildungsfähige Schichten getroffen werden, wie sie außer im Periost auch im Markbindegewebe (Endost) vorhanden sind. Das aus diesen beiden Quellen stammende Bildungsgewebe füllt als eine Art Keimbindegewebe die Lücke aus, um allmählich zu verknöchern.

Es liegt in der Natur der Sache, daß sich der Vorgang bei der Heilung von Knochenbrüchen gewöhnlich nicht so einfach vollzieht, da zwischen den Bruchenden oft ein größerer Zwischenraum besteht, der mit Knochenmasse ausgefüllt werden muß, um die Ver-

bindung der Bruchenden herzustellen. Außerdem sind an den Bruchstellen verschiedenartige, nicht verwendbare Teile vorhanden: vom benachbarten Gewebe, von der Fascie, dem Periost, dem Knochenmark oder von der eigentlichen Knochensubstanz, sei es, daß sie beim Bruch zertrümmert oder sonstwie geschädigt wurden oder sich nicht als geeignet erwiesen, beim Ansatz der neu entstehenden Teile zur Wiederherstellung des Knochens verwendet zu werden. Solche Teile

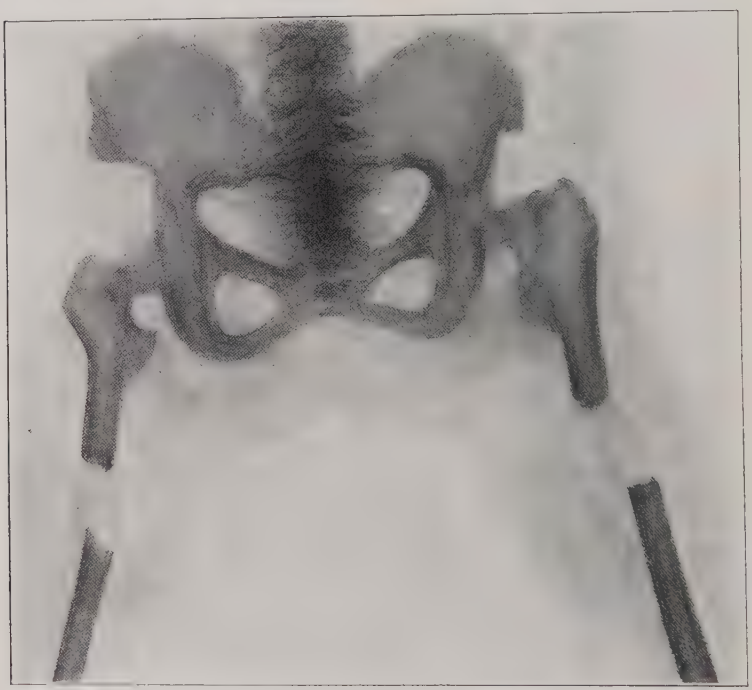


Fig. 159

müssen irgendwie entfernt oder unschädlich gemacht werden und dies geschieht durch die traumatische Entzündung, d. h. es tritt ein Zustrom flüssiger und geformter Substanz unter der Erscheinung der Hyperämie ein, wodurch die Einschmelzung jener Teile begünstigt und befördert wird. Dann erfolgt die Bildung des neuen Gewebes, aber natürlich sind diese Vorgänge, etwa das Auftreten der Lymphocyten und des Bildungsgewebes, nicht gänzlich auseinanderzuhalten. Jedenfalls erscheint schon bald jenes Bildungsgewebe, durch welches die Vereinigung der Bruchenden bewirkt werden soll.

Erweist es sich als möglich, die Bruchenden ziemlich eng aneinander zu bringen, so vereinfacht sich zwar der ganze Vorgang, aber immerhin muß auch da vom Periost oder von der Markhöhle her, wenn diese geöffnet ist, ein die Bruchenden verbindendes Bildungsgewebe bezogen und durch dessen Verknöcherung die

Fig. 160

Fig. 159 und 160. Oberschenkeldurchtrennung und Verlängerung um 4,5 cm bei einer weiblichen Zwergin (mit 25,1 cm Oberschenkellänge). Operation am 15. Februar 1922, Fig. 159 Röntgenbild vom 11. März 1922 mit der Lücke zwischen den beiden Knochenenden und schon vorhandenem Kallus, Fig 160 am 13. September 1922 mit dem die Lücke ausfüllenden Knochenregenerat beider Oberschenkel (nach A. Bier 1923)

dauernde Vereinigung hergestellt werden (Fig. 157 und 158). Das die Bruchenden verbindende Bildungsgewebe wird Kallus genannt und rechtfertigt diese Bezeichnung dann um so mehr, wenn es infolge weiterer Entfernung der Bruchenden, ungünstiger Lagerung derselben oder aus anderen Ursachen in starke Wucherung gerät und dadurch einen sehr erheblichen Umfang annimmt (Fig. 161—165).

Der Kallus ist zunächst bindegewebiger Natur; erst durch das Auftreten der Knochenbälkchen und durch die für den Gebrauch notwendigen Umlagerungen wird er aus dem provisorischen zu dem definitiven Kallus.

Über die Herkunft des Bildungsgewebes sind die Meinungen etwas geteilt. Zwar erscheint es nicht zweifelhaft, daß wie das Periost auch das Endost daran beteiligt ist, aber während dessen Anteilnahme von der einen Seite sehr hoch eingeschätzt wird, schreibt man von der anderen Seite dem Periost die Haupttätigkeit dabei zu. Dies geschieht z. B. von C. Rohde (1923) auf Grund seiner an Kaninchen angestellten Untersuchungen und zwar wohl mit aus der sehr nahe-

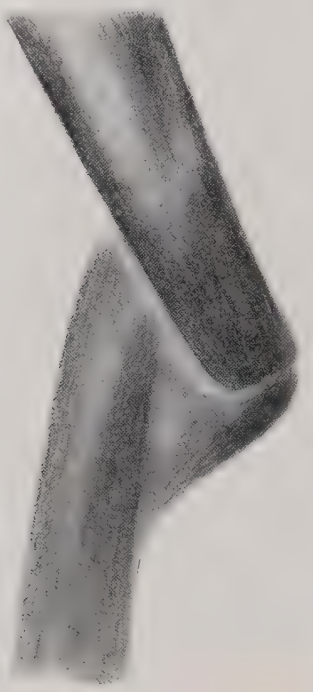


Fig. 161

Fig. 162

Fig. 161. Die kallöse Verschmelzung eines queren Oberschenkelbruches 5 Wochen nach der Verletzung mit starker Verschiebung der Bruchenden (nach einer Röntgenaufnahme von A. Bier 1923)

Fig. 162. Oberschenkelbruch eines 10 jährigen Mädchens handbreit über dem Kniegelenk; die zweifingerbreite Lücke durch die Kallusbildung überbrückt (nach dem Röntgenbild von A. Bier 1923)

liegenden hohen Bewertung einer guten Ernährungsmöglichkeit für den Verlauf der Regeneration. Die Erhaltung der Gefäße ist für die Hyperämie wie für den weiteren Verlauf der Regeneration von größter Bedeutung und das Periost hat allerdings einen besonders engen Zusammenhang mit ihnen. Bei mangelnder Gefäßversorgung leidet die Regeneration und es kommt unter Umständen nur zur Bildung des den Knochenersatz hindernden Narbengewebes. — Daß sich die Art der Ernährung für den Ablauf der Regenerationsvorgänge sehr wichtig erweist, ist ohne weiteres zuzugeben, nur besteht bezüglich der Beteiligung von Periost

und Endost die Möglichkeit eines verschiedenen Verhaltens der daraufhin untersuchten Objekte.

Während Rohde auf Grund seiner an Kaninchen und Katzen ausgeführten Versuche sowie Lexer dem Periost die größere Bedeutung für die Neubildung der Knochensubstanz zuschreibt, steht Willich (1924) wie Martin nach seinen ebenfalls an Hunden vorgenommenen Untersuchungen auf dem Standpunkt, daß dem Mark eine ebenso wichtige Aufgabe zukommt. Beide befinden sich in wechselseitiger Abhängigkeit von einander und sind in gleicher Weise für die Heilung der Fraktur unentbehrlich.

Die Annahme lag nahe, daß zur Entscheidung der Frage über die stärkere Beteiligung von Periost oder Endost bei der Knochenregeneration das Verhalten der pneumatischen Vogelknochen bedeutungsvoll sein könne. Wenn diesen hohlen Knochen das Mark fehlt, würde möglicherweise das Periost die Regeneration allein übernehmen oder sie doch in der Hauptsache zu besorgen haben.

Geheilte Knochenbrüche an Vogelgliedmaßen sind nichts seltenes (Fig. 168) und lassen sich auf experimentellem Wege leicht herstellen (Fujinami 1901, E. Bergmann 1924). Bei der Heilung der Frakturen liefert das Periost ein umfangreiches Bildungsgewebe und daraus hervorgehenden Kallus, aber auch das Endost ist beteiligt. Bei den mit Mark versehenen Vogelknochen wird das nicht überraschen, aber auch die „marklosen" Knochen zeigen das entsprechende Verhalten und zwar dadurch, daß die kleinen an der Innenwand noch vorhandenen Markinseln in Wucherung übergehen, um allmählich den ganzen Innenraum mit Bildungsgewebe zu erfüllen. Dieses geht dann wieder zurück, so daß sich der Kallus in der Hauptsache auf die Bruchenden beschränkt (Fujinami, Bergmann). Somit entspricht der Regenerationsvorgang der „marklosen" Vogelknochen im ganzen denjenigen der markhaltigen Vögel- und Säugetierknochen.

Fig. 163. Schienbein- (*A*) und Wadenbeinbruch (*B*) desselben Menschen mit Kallusbildung zwischen den verschobenen Bruchenden, trockenes Präparat (nach A. Bier 1923)

Wie viel durch die Kallusbildung geleistet wird, läßt am besten die operative Durchtrennung von Knochen mit künstlich erzielter Entfernung der Bruchenden von einander und Ausfüllung der weiten Lücke mit Knochensubstanz erkennen (Fig. 159 und 160). Bei

diesen Operationen kam es darauf an, den Oberschenkelknochen zu verlängern, was in dem betr. Fall um $^1/_6$ seiner Länge, in einem

Fig. 164. Oberschenkelbruch mit stark verschobenen Enden und deren kallöser Verschmelzung; *A* Oberflächenansicht, *B* Innenansicht dieser Hälfte des durchsägten Knochens (nach einem Präparat des Pathologischen Instituts Marburg, von Herrn Prof. Versé freundlichst überlassen)

anderen Fall um $^1/_5$ (von 35 auf 42 cm) geschah (A. Bier 1923). Die Form des Knochens wird dabei ziemlich gut wiederhergestellt

und anscheinend auch der innere Bau; wie weit dies auf die Markhöhle zutrifft, läßt sich nach den Röntgenbildern nicht mit

Fig. 165. Bruch des Waden- und Schienbeins mit kallöser Verschmelzung der verschobenen Bruchenden unter sich und der beiden benachbarten Knochen; *A* äußere Fläche, *B* die Innenfläche der längs durchsägten Knochen (nach einem von Prof. Göppert freundlichst zur Verfügung gestellten Präparat der Sammlung des Anatomischen Instituts Marburg)

Sicherheit entscheiden. Jedenfalls kann der Kallus durch den allmählichen Umbau seiner eigenen Knochensubstanz wie derjenigen

der benachbarten älteren Knochenteile sowohl nach seiner äußeren Form wie inneren Struktur in sehr zweckdienlicher Weise gestaltet werden. Bringen es irgendwelche Ursachen, etwa die Lagerungsverhältnisse der im Winkel gegeneinander gestellten oder parallel aneinander gelagerten Knochenenden mit sich (Fig. 161—165), so bleibt der sie zusammenhaltende Kallus naturgemäß sehr umfangreich und unförmlich, aber auch dann vermag er bis zu einem gewissen Grade seinen Zweck zu erfüllen. Bemerkenswert ist dabei, daß auf diese Weise die Knochen nicht mit ihren Wundflächen, sondern mit unverletzten Seitenflächen zusammenheilen (Fig. 163—165). Dadurch erfolgt eine Verkürzung des Knochens und mit ihr des betreffenden Gliedes, wie dies in recht anschaulicher Weise bei einem doppelten Bruch der beiden Unterschenkelknochen der Fall ist, die in seitlicher Verschiebung der Bruchstücke unter entsprechender Kallusbildung wieder zum Verheilen gelangten (Fig. 166).

Fig. 166. Doppelbruch der beiden Unterschenkelknochen mit Seiten- und Längsverschiebung geheilt (Röntgenaufnahme nach H. Matti 1918)

Das Zusammenheilen der unverletzten Seitenflächen führt zu solchen Knochenheilungen hin, die nicht wie die meisten beim Menschen zur Beobachtung gelangenden unter ärztlicher Behandlung stehen, sondern sich selbst überlassen bleiben, wie dies bei den wildlebenden Tieren der Fall ist. Die Meinung jedoch, nach welcher, weil bei dem Leben im Naturzustand die Bruchenden nicht mit einander in Berührung gebracht werden konnten, „ein Tier mit gebrochenem Bein oder gebrochener Schwinge im allgemeinen wohl dem sicheren Tode geweiht ist“, trifft nicht zu. Im Gegenteil vermögen Hirsche, Rehe, Füchse und andere Jagdtiere mit zerschossenen oder in der Falle gebrochenen Läufen ohne besondere Schädigung noch lange weiter zu leben. Nach einer zeitweiligen Ruhelage im Wundbett, aber vielleicht auch ohne diese, erfolgt nicht selten bei den freilebenden Tieren die Vereinigung der Bruchenden zur Wiederherstellung des Knochens zu einer zwar nicht tadellos geheilten, aber immerhin genügend gebrauchsfähigen Extremität.

Mir lag der linke Oberschenkelknochen eines Hirsches vor, der einige Monate, nachdem er angeschossen worden war, auf dem linken Hinterlauf stark lahmend beobachtet wurde. Als der Hirsch nach reichlich einem Jahr erlegt wurde, erwies sich das linke Hinterbein um mehrere Zentimeter verkürzt. Die Heilung des Bruches ist hier recht günstig unter mäßiger Verdickung der Bruchstelle erfolgt, nur zeigte das hintere Bruchstück eine auf der Trochanterseite vom Rand der Bruchfläche spitz vorragende, recht umfangreiche Zacke, welche die Hautdecke etwas emporhob und durch sie deutlich fühlbar war.

Daß Hirsche mit einem zerschossenen Vorder- oder Hinterlauf sich selbst langandauernder Verfolgung durch Jagdhunde zu entziehen vermögen, ist eine dem Jäger bekannte, auch wieder durch A. Bier (1918) bestätigte Tatsache. Er teilt überdies den sehr bemerkenswerten, von ihm selbst beobachteten Fall mit, daß ein alter Damhirsch zur Strecke gebracht wurde, dem nacheinander drei Läufe zerschossen und alle wieder leidlich geheilt waren. Dies war unter mächtiger Kallusbildung und Verkürzung geschehen, trotzdem hatte sich der als Kümmerer bekannte und deshalb abzuschießende Hirsch durch lange Zeit allen Verfolgungen entzogen.

In zoologischen, anatomischen und pathologisch-anatomischen Sammlungen finden sich nicht selten Skelette oder Skeletteile von Säugetieren, Vögeln und anderen Wirbeltieren mit geheilten Knochenbrüchen, von denen freilich die Herkunft und Entstehung meistens nicht mehr festzustellen ist. Viele von ihnen sind sicher nicht unter menschlicher Pflege, sondern im freien Leben zur Heilung gelangt, was auch von manchen noch nachzuweisen ist.

Die Vereinigung und das Zusammenheilen der Bruchenden ist bei den wildlebenden Tieren gewiß mit großen Schwierigkeiten verbunden. Die Ruhe, die sie sich gönnen, dürfte wegen der Verfolgung durch Feinde und wegen der Notwendigkeit des Nahrungserwerbs nur von kurzer Dauer sein. Infolgedessen ist ein fortwährendes Reiben der Bruchenden gegen die umgebenden Teile unvermeidlich. Diese, schon beim Bruch verletzt, werden dadurch noch mehr geschädigt; Knochensplitter und Blutergüsse kommen zu der Masse der zerrissenen und zerdrückten Gewebsteile hinzu, die sich zwischen die Bruchenden schieben und sie umlagern. Eine direkte Vereinigung der letzteren wird deshalb nur selten zustande kommen. Der von den Bruchflächen ausgehende Kallus muß die umliegenden Gewebsteile notwendigerweise in sich einbeziehen und nach Möglichkeit aufsaugen. Die Knochenenden werden aber häufig in unregelmäßiger Stellung, mit den Seitenwänden, in paralleler Lagerung, im Winkel zueinander oder sonstwie gerichtet zur Verschmelzung gelangen und durch alles dies kommt es zu jenen umfangreichen Kallusbildungen, wie sie so häufig bei derartigen, schlechtverheilten Knochenbrüchen gefunden werden (Fig. 167 und 168). Soweit als möglich wird in

ihnen noch eine Umlagerung der Teile und eine Annäherung an die gewöhnlichen Gestalts- und Strukturverhältnisse erfolgen, aber ohne eine Verkürzung des Knochens und damit der ganzen Extremität pflegt es bei solchen Gliedmaßenbrüchen nicht abzugehen.

Fig. 167

Fig. 168

Fig. 167. Mit starker Kallusbildung geheilter Knochenbruch des Femur vom Reh. Die beiden Knochenhälften liegen in leicht geneigter, beinahe paralleler Stlelung und sind durch eine mächtige Kallusbrücke verbunden (nach einem von Prof. E. Joest freundlichst überlassenen Präparat des pathol.-anatom. Instituts der tierärztlichen Hochschule in Leipzig)

Fig. 168. Gebrochener Oberarmknochen der Gans. Das etwa im Winkel von 45° gegen das untere Knochenstück geneigte und weit von ihm entfernte obere Stück ist mit diesem durch eine lange und breite Kallusbrücke verbunden (nach einem von Prof. Rievel freundlichst überlassenen Präparat des pathol.-anatom. Instituts der tierärztlichen Hochschule in Hannover)

Die Produktion von neuer Knochensubstanz ist eine ganz enorme, wenn auf experimentellem Wege so erhebliche Teile wie das Schulterblatt, der Oberarmknochen oder die entsprechenden Skeletteile der hinteren Extremität entfernt werden, wie dies bei den von Bernhard Heine bei seinen Versuchen mit Hunden geschah. Zumal bei Schonung des Periosts gelang es, bis zu einem gewissen Grade eine Neubildung der entfernten Teile auch durch ein derartig radikales Vorgehen zu erzielen.[1]) Es wird noch davon die Rede sein, daß höchst erfolgreiche Versuche zur Entfernung sehr beträchtlicher Skeletteile (mit besonderer Fragestellung) bei den in dieser Hinsicht natürlich weit aussichtsreicheren Amphibien angestellt wurden (vgl. Kap. 10 uud 24).

Pseudarthrosen. Bei Knochenbrüchen kommt es nicht selten vor, daß die Verbindung zwischen den beiden Bruchenden überhaupt nicht eintritt. Ursache davon kann die zuletzt besprochene Zwischenlagerung von Weichteilen (Fascien, Sehnen Muskeln) sein, durch welche die endgiltige Vereinigung der Bruchstücke verhindert wird. Gewöhnlich werden diese Hindernisse allerdings durch Einbeziehung in den Kallus überwunden, so daß diese Ursache des Unterbleibens der Verbindung (nach Bier 1923) nicht so gewöhnlich ist, wie dies angenommen zu werden pflegt.

Das Unterbleiben der Vereinigung tritt gelegentlich bei Knochenbrüchen ein, die nichts besonderes bieten oder bei solchen, die mit größeren Substanzverlusten verbunden waren und im Krieg infolge des Herausreißens großer Knochenstücke durch die Geschosse zustande kamen. An den Knochenenden bildet sich eine Kallus-wucherung und sie verhalten sich im ganzen so, wie das vorher dargestellt wurde, aber die Enden bleiben entweder getrennt oder sind nur durch eine Bindegewebsmasse verbunden, innerhalb deren

1) Eine reiche Fülle von Material zur Knochenregeneration enthält die soeben ausgegebene, von mehreren Chirurgen in Verbindung mit Anatomen unternommene Darstellung der berühmten, auf Bernhard Heines höchst erfolgreichen Experimenten beruhenden Sammlung des Würzburger Anatomischen Instituts. Die bereits in den dreißiger Jahren des vorigen Jahrhunderts an Hunden ausgeführten Versuche zeigen die Knochenerneuerung nach sinnreich vorgenommener Verletzung und Entfernung von Teilen unter den verschiedensten Bedingungen und an ganz verschiedenen Teilen des Skeletts. Ich bedaure, das verdienstvolle, ausgezeichnet illustrierte Werk erst jetzt (August 1926) unmittelbar vor der Drucklegung dieses Buches kennenzulernen und somit nicht mehr verwerten zu können, hoffe jedoch an anderer Stelle dazu noch in der Lage zu sein.

sie ihre Beweglichkeit bewahren. Außerdem kann um die nach Möglichkeit abgerundeten und durch Aneinanderreiben in eine gewisse Gelenkform gebrachten Knochenenden (Fig. 169 und 170) eine kapsel- und bänderartige Anordnung des umgebenden Bindegewebes

Fig. 169. Pseudarthrose am Schienbein eines 3jährigen Knaben infolge Durchmeißelung wegen rhachitischer Verkrümmung. *A* Röntgenaufnahme reichlich 2 Jahre nach der Operation, *B* in einer durch den Gebrauch des Beines veränderten Form nach weiteren $^5/_4$ Jahren (nach A. Bier 1923)

Fig. 170. Pseudarthrose zwischen Oberschenkelkopf und Schenkelhals (nach P. Bruns aus E. Payr 1918)

eintreten, wodurch das ganze durchaus beweglich bleibt und eine Art (falsches) Gelenk darstellt, daher der Name Pseudarthrose.

Solche falsche Gelenke können länger bestehen und durch den Gebrauch noch mannigfach beeinflußt werden, in dem angeführten Fall (Fig. 169) z. B. so, daß zuerst die Kopfbildung mehr dem oberen, die Pfannenbildung dem unteren Teil angehörte, während sich dieses Verhältnis später umkehrte und oben die Pfanne, der Kopf aber unten erschien (Fig. 169 *A* und *B*).

Ein besonders ausgeprägter Fall einer Pseudarthrose wird durch den Schenkelhalsbruch der Fig. 170 erläutert, bei dem die Gelenkbildung zwischen Oberschenkelkopf und Hals in sehr klarer Weise eingetreten ist.

Das Auftreten einer gelenkartigen Bildung an einer dafür ungeeigneten Stelle erscheint natürlich unerwünscht, wird daher vom Chirurgen nach Möglichkeit verhindert oder durch nachträgliche Operation in eine feste Verbindung der Knochenenden übergeführt. Eine eingehende, durch ein reiches Bildmaterial unterstützte Behandlung erfuhren die Pseudarthrosen zusammen mit der Knochenregeneration vor kurzem durch A. Bier (1923), wie diese Frage wegen ihrer großen Bedeutung für die Chirurgie sowohl am Menschen wie durch Tierversuche in älterer und in neuerer Zeit immer wieder bearbeitet wurde (Payr, Lexer, W. Müller 1924, C. Th. Willich 1924).

8. Regeneration der Gelenke

Mit der Regeneration des Knochens im engen Zusammenhang steht die der Gelenke. Dieses vom biologischen Standpunkt ebenso interessante wie praktisch wichtige Gebiet kann hier unmöglich in seinen Einzelheiten und leider nicht einmal so behandelt werden, wie es dies wegen seiner Besonderheiten verdiente, vielmehr können nur die Hauptpunkte hervorgehoben werden. Ist ein Gelenk auf mechanischem Wege oder durch krankhafte Prozesse zerstört oder ist es sonstwie durch Erhärtung und Schrumpfung der Kapsel oder gar durch Verschmelzung der Knochenenden unbrauchbar geworden, so kommt es darauf an, auf operativem Wege den letzteren nach Möglichkeit die richtige Form zu geben, sowie Kapsel und Bänder wieder herzustellen. Daß sich dies bei der Kompliziertheit der ganzen Einrichtung nicht gerade in idealer Weise bewerkstelligen läßt, liegt auf der Hand, doch sind teils anatomisch ziemlich gut ausgestaltete, jedenfalls aber funktionell geeignete und gut brauchbare Schulter-, Ellenbogen-, Hüft- und Kniegelenke bereits in den 60er und 70er Jahren (durch Langenbeck-Lücke 1862, Doutrelepont 1868, Czerny 1872), wie in unserer Zeit durch Bier (1918), Payr (1918), Lexer (1920) und andere Chirurgen operativ hergestellt worden.

Einen gangbaren Weg zeigen schon die vorerwähnten Pseudarthrosen an. Wenn falsche Gelenke sich an Stellen bilden können, wo sie gar nicht hingehören, muß auch die Bildung neuer Gelenke (Nearthrosen) am richtigen Ort möglich sein. Eine Schwierigkeit besteht in der Wiederherstellung der Knochenenden. Wenn sie auch die geeignete Form haben, so fehlt ihnen doch der sie glättende und die Reibung abschwächende Gelenkknorpel. Bis zu einem gewissen Grade und unter besonderen Umständen kann er und dann wohl vom Periost her neugebildet werden; ist dies nicht durch-

führbar, so besteht die Möglichkeit, die Knochenenden mit einer straffen Bindegewebslage zu überziehen, deren Oberfläche spiegelglatt, weiß und glänzend erscheint und dadurch zur Ausübung ihrer Funktion wie die ursprünglichen Gelenkflächen geeignet ist (Payr).

Bei bestimmter Versuchsanordnung läßt sich sogar eine „Umkehr der Gelenkflächenanordnung" erzielen, derart, daß an Stelle der konvexen Gelenkfläche die konkave zu liegen kommt und umgekehrt. Solche Versuche wurden von R. Fick (1921) am Schultergelenk von Hunden und Kaninchen durch Abtrennen der Gelenkfläche, der Pfanne und des Humeruskopfes, sowie der Muskelansätze ausgeführt. Beim Gelingen des Versuchs kam anstatt der hohlen Pfanne eine buckelförmige Erhöhung am Schulterblatt zur Ausbildung, während das Ende des Oberarmknochens eine pfannenartige Vertiefung zeigte.

Die Ergebnisse dieser und anderer Versuche sind für das Verständnis des Zustandekommens der Gelenke von Bedeutung. Eingehenderes über dieses wichtige und schwierige Gebiet findet man in den älteren und neueren Untersuchungen von R. Fick (1890, 1904, 1910 und 1921), Lubosch (1910) Nauck (1926) und der in diesen Werken angeführten Literatur.

Wenn bei der vorher (S. 263) erwähnten Entfernung des Schulterblattes oder des Oberarmknochens und deren Wiederbildung neue Gelenke zustande kommen, so werden diese zwar nicht besonders ideal sein; aber wie aus den Abbildungen der Präparate Heines zu ersehen ist, entstanden Gelenkflächen, die für den Gebrauch geeignet waren und auch tatsächlich funktionierten. Im allgemeinen ist zu bemerken, daß die bei der Neubildung von Gelenken erzielte Form der Knochenenden mit ihrer Knorpel- oder Bindegewebsüberkleidung erklärlicherweise nur im großen ganzen der normalen Gestalt entspricht und im einzelnen manche Abweichungen zeigt. Die Mechanik der wieder in Gang kommenden Funktion wird darauf einen gewissen, erst im Lauf der Zeit sich geltend machenden Einfluß ausüben.

Einige dieses Verhalten erläuternde typische Beispiele chirurgischer Operationen am Menschen seien aus der großen Zahl vorliegender Fälle herausgegriffen. Eine schon weit zurückliegende, von Billroth (1868) ausgeführte und von Czerny (1872) beschriebene Resektion und Neubildung des Ellenbogengelenkes sei vorausgeschickt. Infolge der durch Verletzung mit nachfolgender Entzündung herbeigeführten vollständigen Verwachsung der Knochenenden und Versteifung des Gelenks (Ankylose) mußte eine Resektion des Ellbogengelenks vorgenommen werden (Fig. 171 *A*). An den abgesägten Enden der drei Knochen entstanden neue Gelenkflächen, wie überhaupt die Form der Knochenenden einigermaßen her-

gestellt wurde (Fig. 171 *B*). Der Arm wurde gebrauchsfähig und zu den gewöhnlichen Verrichtungen geeignet bis zu dem etwa $2\frac{1}{2}$ Jahr nach der Operation durch andere Erkrankung erfolgten Tod der Patientin.

Ein anderer, von Bier operierter Fall betrifft das Kniegelenk. Infolge chronischer Gelenkentzündung war das Gelenk stark geschwollen und versteift, nur noch wenig beweglich. Bei der Resektion der Gelenkenden wurden vom Ober-

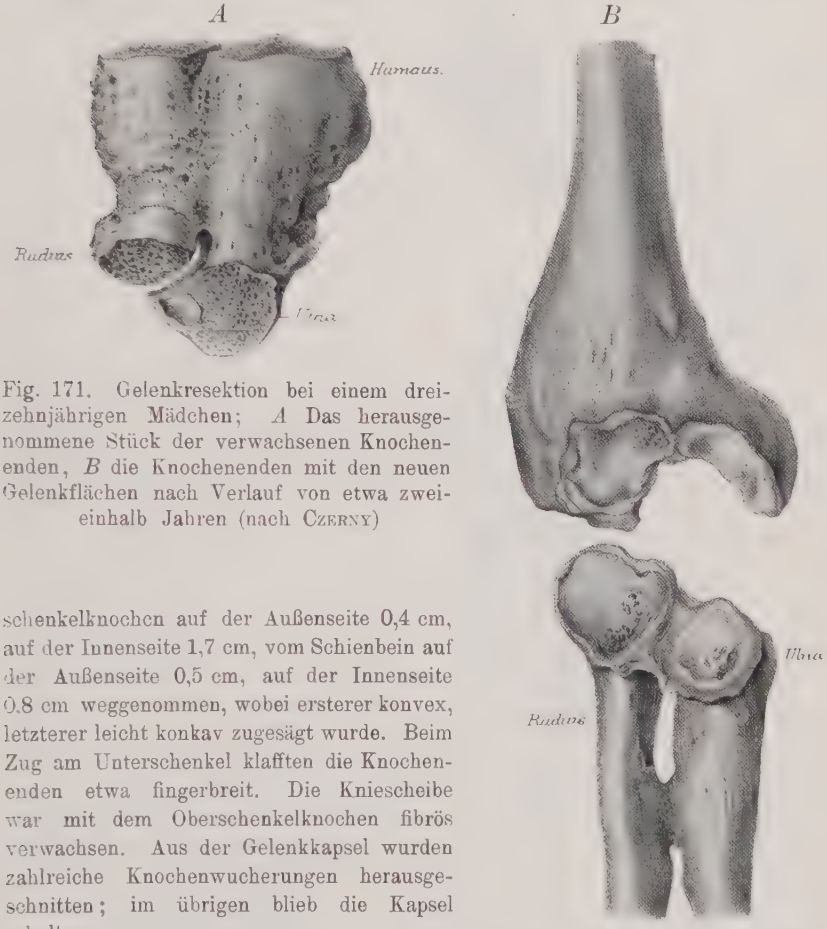


Fig. 171. Gelenkresektion bei einem dreizehnjährigen Mädchen; *A* Das herausgenommene Stück der verwachsenen Knochenenden, *B* die Knochenenden mit den neuen Gelenkflächen nach Verlauf von etwa zweieinhalb Jahren (nach Czerny)

schenkelknochen auf der Außenseite 0,4 cm, auf der Innenseite 1,7 cm, vom Schienbein auf der Außenseite 0,5 cm, auf der Innenseite 0,8 cm weggenommen, wobei ersterer konvex, letzterer leicht konkav zugesägt wurde. Beim Zug am Unterschenkel klafften die Knochenenden etwa fingerbreit. Die Kniescheibe war mit dem Oberschenkelknochen fibrös verwachsen. Aus der Gelenkkapsel wurden zahlreiche Knochenwucherungen herausgeschnitten; im übrigen blieb die Kapsel erhalten.

Das Gelenk wurde zwar nicht anatomisch, aber funktionell tadellos wiederhergestellt (Fig. 172), so daß es seine Aufgabe völlig erfüllte. Es war durchaus standfest, aktiv und passiv vollkommen zu strecken und annähernd so weit wie ein normales Gelenk zu beugen. Dieses Kniegelenk mußte sogar besonders viel leisten, weil auch das andere erkrankt und fast unbrauchbar war. Dieses wurde später in ungefähr der gleichen Weise reseziert und ebenfalls wiederhergestellt, so daß beide Beine wieder brauchbar wurden und ein guter Gang dabei herauskam, der nicht zu starken Anstrengungen standhielt. Derartige Fälle sind be-

sonders bemerkenswert für die Möglichkeit einer morphologischen und funktionellen Gelenkregeneration.

Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß die Wiederherstellung der Gelenke auch von den im weiteren Umfang dafür in Betracht kommenden Teilen, z. B. von der Herstellung der Muskeltätigkeit abhängt, die für die Ausgestaltung der Gelenke sehr wichtig ist. Je einfacher der Gelenkmechanismus, um so leichter ist seine Wiederbildung. Scharniergelenke bilden sich am leichtesten, schwieriger die Sattel- und Radgelenke, am schwersten die vielaxigen Kugelgelenke, wie E. Payr näher ausführt.

Fig. 172. Das nach Resektion wieder hergestellte rechte Kniegelenk eines 20jährigen Mädchens, 11 Monate nach der Operation (nach A. Bier)

„Der Organismus zeigt gerade bei Gelenkschädigungen ein wunderbares Anpassungsvermögen. Die Form der Gelenkkörper mag noch so schwer verändert sein, der menschlichen und tierischen Gelenklehre völlig fremde Gestaltungstypen aufweisen, selbst den einfachsten Gesetzen der Gelenkmechanik anscheinend widersprechen, es kann trotzdem eine funktionell hochwertige Wiederkehr der Beweglichkeit in den Neugelenken erfolgen“ (Payr 1918). Dies gilt z. B. für die mit Beweglichkeit ausheilenden tuberkulösen Koxitiden und osteomyelitischen Epiphysenvereiterungen des Kindesalters von den traumatischen Epiphysenlösungen und anderen schweren Gelenkverletzungen. Allerdings läßt der anatomische Bau derartiger Gelenke oft sehr zu wünschen übrig. Stark veränderte, puffer-, pilz-, eichel-, walzenförmige, schließlich völlig unregelmäßig gestaltete Femurköpfe schleifen in ebenfalls schwer veränderten Pfannen, wovon einiges durch die Umrißzeichnungen der Fig. 173 erläutert werden soll. Die geradezu grotesken Formen der Gelenkkörper stehen häufig im

lebhaftesten Widerspruch zu der trefflichen Funktion der Gelenke, wie gerade in dieser Beziehung, zum Teil aber auch in morphologischer Hinsicht hervorragendes vom Organismus geleistet wird (Bier, Payr).

Bisher war fast ausschließlich von den Gelenkenden die Rede, doch spielen bei der Wiederherstellung des Gelenks auch dessen Weichteile eine nicht unwesentliche Rolle. Wenn sie bei der Ver-

Fig. 173. Infolge krankhafter Einwirkungen veränderte Gelenkkörper. *A* und *B* Arthritis deformans juvenilis, *C* deformierter Oberschenkelkopf nach septischer Koxitis, *D* nach ausgeheilter Hüftgelenkstuberkulose (nach E. Payr)

letzung des Gelenks zum Teil erhalten bleiben, vereinfacht sich dessen Erneuerung; andererseits muß, soweit Kapsel und Bänder fehlen, nach Möglichkeit für sie Ersatz geschaffen werden. Von dem straffen, die Knochenenden deckenden und fest umschließenden Bindegewebe war schon vorher die Rede. In der Masse des übrigen Bindegewebes treten Spalten- und Hohlräume auf, die mit lymphatischer Flüssigkeit gefüllt sind. Sie erscheinen als die Folge mechanischer Einwirkungen (Zug und Druck), werden dadurch noch verstärkt und

in ihrem Bestand gefestigt. Die Schleimbeutelbildung steht im engen Zusammenhang mit der Neubildung der Gelenke, deren Kapsel und Bänder mit der Zeit und dem zunehmenden Gebrauch aus dem Bindegewebe gewonnen, sowie in eine Form und Struktur gebracht werden, die sie allmählich immer verwendbarer macht. Bei den Weichteilen sowohl wie bei den Gelenkenden spielt die Um- und Einordnung ihrer Bestandteile in einen ihre Verwendbarkeit gewährleistenden Bau eine wichtige und zum Teil ausschlaggebende Rolle. Über diese wie die sonst bei der Gelenkneubildung in Frage kommenden Vorgänge finden sich eingehende Darstellungen außer in den genannten Untersuchungen von Payr und Bier in Lexers Buch: Wiederherstellungschirurgie (1920).

9. Regeneration der Gefäße

Bei Tieren, die mit Blutgefäßen ausgestattet sind, besonders Anneliden, Mollusken und Wirbeltieren, müssen zum mindesten umfangreichere Regenerate ernährt und daher mit Blutgefäßen versorgt werden. Es dauert auch nicht lange bis man die Gefäße an dem langen Schwanzregenerat eines Anneliden auftreten sieht. Ursprünglich waren es mit Blut gefüllte Lakunen im mesenchymatischen Gewebe, die allmählich zusammenfließen, eine festere, zunächst bindegewebige Wand erhalten und dabei die ihnen zukommende regelmäßige Lage einnehmen. Die wohl kaum völlig unterbrochene Verbindung der blutführenden mesodermalen Spalträume mit den alten Blutgefäßen wird bei der Umbildung zu wirklichen Gefäßen wieder hergestellt und befestigt, so daß in verhältnismäßig kurzer Zeit der Übergang von den alten zu den neuen Teilen bewerkstelligt und damit das ganze Zirkulationssystem der Hauptsache nach wieder in Ordnung ist.

Im wesentlichen übereinstimmend dürfte sich die Neubildung der Blutgefäße auch bei anderen höher organisierten und bei den Wirbeltieren vollziehen. Wenn die regenerierte Salamander-Extremität mit Blut versorgt werden muß, so sind es zunächst ebenfalls Spalträume im mesenchymatischen Gewebe, die anfangs mit lymphatischer Flüssigkeit angefüllt, den Zusammenhang mit den Kapillaren und später mit den stärkeren Blutgefäßen gewinnen, indem sie durch Festigung ihrer Wandung selbst in solche übergehen.

Inwiefern bei der im größeren Umfang stattfindenden Wundheilung der Wirbeltiere und des Menschen derartige der embryonalen Gefäßbildung entsprechende Vorgänge stattfinden, dürfte schwer

zu entscheiden sein. Jedenfalls wird dabei den Kapillaren eine größere Rolle zugeschrieben. Die Blutgefäßbildung würde danach von den sich mitotisch teilenden Endothelien der Kapillaren ausgehen. Von ihnen wachsen zarte, noch solide Sprosse aus, um sich mit anderen netzartig zu verbinden. Alsdann erfolgt die Aushöhlung und Füllung mit Blut oder Lymphe von den fertigen Gefäßen her. Indem die zarten Kapillarröhrchen eine Wandverstärkung durch Bindegewebszellen und glatte Muskelfasern erhalten, werden sie zu kleinen Arterien und Venen (Borst, Ernst). Die auf diesem Wege erfolgende Neubildung von Gefäßen und die Ergänzung des ganzen Zirkulationssystems ist eine sehr weitgehende, wie dies auch bei der Regeneration höchst umfangreicher Teile des Körpers nicht anders zu erwarten ist, da sie andernfalls kaum durchführbar wäre.

In der Hauptsache handelt es sich bei der Neubildung der Gefäße darum, ob sie von bereits vorhandenen, besonders Kapillargefäßen nach Art einer Sprossung ausgeht oder ob eine Bildung von Spalträumen dabei beteiligt ist, die im mesenchymatischen oder sonstigen Bildungsgewebe entstehen, um mit den Kapillaren und durch diese mit stärkeren Gefäßen in Verbindung zu treten. Naturgemäß hat man sich mit dieser Frage vor allem bei den Wirbeltieren, besonders beim Menschen und bei den Säugetieren im Hinblick auf die pathologischen (entzündlichen) Prozesse und die Heilungsvorgänge beschäftigt. Im ganzen scheint sich die Auffassung der Autoren mehr dahin zu neigen, daß die Neubildung der Gefäßkapillaren von den bereits vorhandenen ausgeht. Eine eingehendere Behandlung der Frage unter Berücksichtigung der älteren und neueren Literatur findet sich in Marchands neuer Darstellung der Entzündungslehre (1924).

Auch die größeren Gefäße, d. h. ihre Wandungen, sind bis zu einem gewissen Grad regenerationsfähig. Wenn nach einer Verletzung der Gefäßwand die Wundränder einigermaßen genähert bleiben und durch Gewebsreste oder gerinnendes Blut notdürftig verbunden sind, um dem Blutdruck widerstehen zu können, so erfolgt durch Zellvermehrung des Endothels und Bindegewebes ein Verschluß der Wunde. In der Hauptsache dürfte das Bindegewebe an der Lieferung dieses Gefäßkallus beteiligt sein, der schließlich den Ersatz der verlorenen Teile bewirkt, soweit er sich als möglich erweist (Marchand). Zwar scheint unter Umständen die Struktur der Gefäßwand wieder hergestellt zu werden, doch soll bei großen Arterien nur die Intima regenerieren, während der Ersatz der Muskelfasern ausbleibt und man also eine in der Hauptsache bindegewebige Narbe vor sich hat (Marchand, Bier). Dies gilt auch für Verletzungen des Herzens, bei denen nur in geringem Maße ein Ansatz zur Neubildung von Muskelfasern erfolgt (vgl. hierzu auch S. 277).

Eine, allerdings embryonale Regeneration des Wirbeltierherzens kann erfolgen, wenn dessen Anlage noch vor der Ausbildung zum Rohr bei Amphibien (etwa im Stadium des sich schließenden Medullarrohres) entfernt wird. Unter Beteiligung der beiderseitigen mesodermalen Seitenplatten entsteht dann ein normales, funktionsfähiges Herz. Dies geschieht auch beim Entfernen der Anlage auf der einen Seite, indem die zurückgebliebene Hälfte die verlorengegangenen Teile ersetzt (G. Ekman 1925).

Beim Fehlen eines größeren Arterienstückes, etwa zwischen zwei Unterbindungen, kann ein Ersatz durch Gefäße geschaffen werden, die von dem einen zum anderen Ende hinüberziehen oder auch durch Erweiterung der Verbindungsäste größerer Seitenzweige, doch fällt diese sekundäre Erscheinung der Ausbildung eines direkten oder indirekten Kollateralkreislaufs nicht unter den Begriff der Regeneration.

10. Regeneration der Muskeln

Wenn das allgemeine Regenerationsvermögen ein sehr großes ist und infolgedessen umfangreiche Teile des Körpers mit allen darin enthaltenen Organen neugebildet werden, so braucht deren Bildung nicht an die entsprechenden alten Teile gebunden zu sein, sondern erfolgt unabhängig von ihnen und in einer Weise, die den Vorgängen bei der Embryonalentwicklung näher steht. Das gilt auch für die Muskulatur. Der kleine Regenerationskegel an der verletzten Scheibe eines Seesternes, aus dem sich der neue Arm entwickelt, erscheint als ein recht indifferentes Gebilde und ebenso derjenige am Vorder- und Hinterende eines enthaupteten oder seines Schwanzendes beraubten Ringelwurmes. Daraus geht außer anderen Geweben und Organen auch der höchst umfangreiche Hautmuskelschlauch, sowie die übrige Muskulatur hervor und zwar aus Teilen, die bisher nichts damit zu tun hatten. Ob dies vom mesodermalen Bildungsgewebe oder vom ektodermalen Epithel her geschieht, kann hier unentschieden bleiben, zumal es sich wohl nach Lage und Art der Muskulatur verschieden verhält (man vgl. hierzu Kap. 10 S. 295 ff.). Bei den Planarien wird der Vorgang so beschrieben, daß die Bildungszellen des Regenerationskegels sich strecken und in einen langen Fortsatz ausziehen. Indem sich die Fortsätze mehrerer Zellen zusammenlegen und die Umwandlung in die kontraktile Substanz beginnt, kommt es zur Bildung der Längs- und Ringsmuskelfasern (O. Bartsch 1923).

Auch bei den Echinodermen geht die Muskulatur des sich als Regenerationskegel anlegenden Armes eines Asteriden oder

Ophiuriden aus dem Endothel der Cölomhöhlen hervor, von dem sich einzelne Zellen ablösen, um sich noch weiter zu teilen und durch Streckung zu Muskelzellen zu werden. So kommen die zu beiden Seiten des Ambulakralkanals liegenden Muskelstränge zustande (Dawydoff). Aber auch jene Form des Muskelersatzes, den wir von anderen Tieren noch kennen lernen werden, kommt bei Seesternen vor, nämlich die Bildung neuer Muskulatur in Anlehnung an die alte. Soweit diese nicht einem Zerfall und der Resorption unterliegt, gehen aus Sarkoplasma und Kernen der Muskelfasern in der Nähe der Wundfläche Sarkoplasten hervor, die sich ablösen, strecken und zu neuen Muskelzellen werden (Nusbaum und Oxner).

Inwiefern die Neubildung von Muskeln aus indifferentem Gewebe auch bei der Regeneration anderer Tiere in Betracht kommt, bedarf einer eingehenden, übrigens nicht ganz leicht auszuführenden Untersuchung. Die Ansichten darüber sind sehr geteilt. Man sollte meinen, daß z. B. bei den übersichtlichen Verhältnissen der Arthropodenextremitäten und der scharfen Abgrenzung ihrer quergestreiften Muskeln die Entscheidung dieser Frage nicht schwer sein könnte, doch trifft dies nicht zu. Nach Verlust der Extremität oder eines Teiles von ihr entsteht ein kleiner, sich bald vergrößernder und die neuen Glieder liefernder Regenerationskegel (Kap. 5 S. 151). Die Abgrenzung der alten Muskeln gegen die Basis des Regenerationskegels und sein Bildungsgewebe ist zuweilen nicht deutlich, so daß man ähnlich wie bei den Wirbeltieren an eine Lieferung der neuen Muskulatur durch die Sarkoplasten der alten Muskeln dachte (E. Schultz, W. Wege). Im ganzen geht die Meinung der sich eingehender mit der Frage beschäftigenden Autoren jedoch dahin, daß die Muskeln der regenerierten Extremitäten Neubildungen wären und sich auf Wucherungen des ektodermalen Epithels zurückführen ließen (Morgan, Reed Ost, Wege).

Von der unter Umständen recht erheblichen Regeneration umfangreicher Teile des Fußes sowie des Kopfes (den Mund einbegriffen) bei den Schnecken wird angegeben, daß aus den Stümpfen der alten Muskeln neues Zellenmaterial in Form von Sarkocyten hervorginge, das die neue Muskulatur zu liefern habe (Hanko, Zucco Cucagna, J. Nusbaum). Werden gleichartige Teile, etwa solche des Fußes oder anderer Körperpartien neugebildet, so ist der Vorgang verständlich, weniger hingegen, wenn es sich außerdem um die Neubildung von Körperteilen handelt, die mit einer spezialisierten Muskulatur ausgestattet sind, wie der Mund mit den sich anschließenden

Teilen, die Fühler usw. Das gleiche gilt für andere Tiere, bei denen die Bildung der neuen von den Resten der alten Muskeln hergeleitet wird.

Ein mit reichem Bildungsgewebe angefüllter Regenerationskegel leitet auch bei den niederen Wirbeltieren die Neubildung der vom Körper abstehenden Teile, besonders der Gliedmaßen ein. In ihm sahen wir die Bildung neuer Teile (Knorpel und Knochen) von den alten ausgehen oder an sie Anschluß gewinnen (S. 132ff.). Bei dem Skelett macht sich dies verhältnismäßig leicht, denn es stellt immerhin eine ziemlich kontinuierliche Reihe dar. Trotzdem wird auch bei ihm eine Beteiligung des Bildungsgewebes angenommen und vielleicht liegt diese am nächsten bei den mehrgegliederten und weiter differenzierten peripheren Teilen des Extremitätenskeletts. Bei der Muskulatur ist die Gliederung und Differenzierung noch stärker. Der Ausgang der neuen von den alten Muskeln am Grunde des Regenerationskegels ist gut vorstellbar und liegt vielleicht nahe, weniger hingegen die Neubildung der weiter entfernten, mehr peripher gelegenen Muskeln, etwa des Unterarmes und der Hand bei der Regeneration vom Oberarm aus. Entweder ist hier eine direkte Beteiligung des Bildungsgewebes anzunehmen oder es wird ein solches von den bereits vorhandenen Muskeln in Form von Sarkoplasten geliefert, welche die Bildung der Muskeln übernehmen und ihrerseits neue Sarkoplasten für die Weiterentwicklung des Muskelsystems liefern.

Wo infolge von Verletzungen eine Neubildung der Muskelfasern erfolgt, was besonders bei den niederen Wirbeltieren in beträchtlichem Umfang geschieht, scheint sie immer von den alten Teilen auszugehen. Dabei pflegt man zwei Arten der Neubildung zu unterscheiden (E. Neumann, Volkmann), von denen die eine mehr direkt wie eine terminale Knospung erfolgt, indem protoplasmatische, kernhaltige Sprosse von den Faserenden ausgehen (Fig. 174 *A* und *B*), während im anderen Fall zwischen den Muskelfasern und sich weiter von ihnen erstreckend syncytiale Protoplasmabänder auftreten, die dann ebenfalls zur Bildung neuer Muskelfasern Veranlassung geben (Fig. 174 *C*). In beiden Fällen erscheint das Sarkoplasma als das aktive Element, wie aus den in ihm auftretenden Mitosen ersichtlich ist. Ein grundsätzlicher Unterschied zwischen den beiden Bildungsarten ist nicht anzunehmen, obwohl sie getrennt, der erstere (direkte) bei den Fischen und Anuren, der letztere (indirekte) bei den Urodelen stattfinden sollen (Schmincke). Vermutlich gehen beide Vor-

gänge ineinander über und kommen auch nebeneinander vor (Barfurth, Harms). Das dürfte auch aus den neueren, an Froschlarven ausgeführten Untersuchungen von Naville (1922) zu entnehmen sein. Er findet, daß die stets von den vorhandenen Muskelelementen ausgehende Regeneration nach dem Alter der Larven in verschiedener Weise erfolgt, nämlich bei sehr jungen Larven so wie bei der Embryonalentwicklung durch die subepidermoidalen Sarkoplasten bei den älteren Larven hingegen durch eine Art sarkoplasmatischer Knospung. Näheres über die viel behandelte Frage und ihre Literatur findet sich in den Arbeiten der angeführten Autoren, sowie bei Marchand und Goldzieher

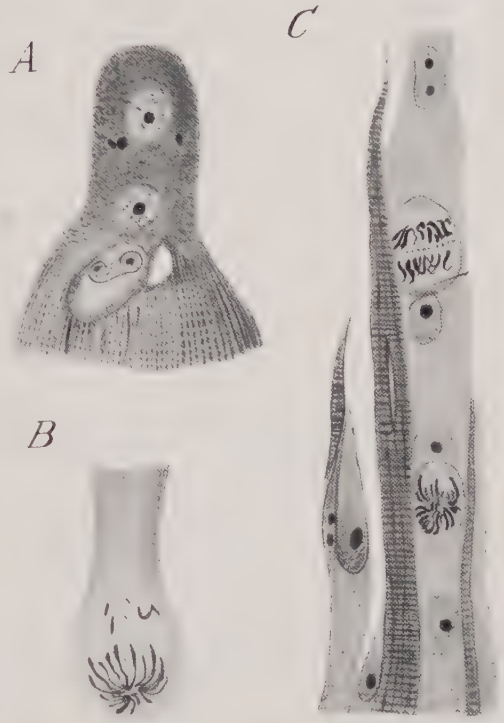


Fig. 174. Muskelregeneration bei der Schwanzerneuerung. *A* Terminale Muskelknospe an der Muskelfaser einer Kaulquappe, *B* ebenso bei *Triton taeniatus* mit Mitose im Sarkoplasma, *C* Sarkoplasmabänder mit Mitosen neben den Muskelfasern aus dem regenerierenden Kaulquappenschwanz (nach J. W. Harms)

Echte Regeneration der Muskeln durch Ersatz der Muskelzellen und kontraktilen Substanz findet sowohl bei den Reptilien und Vögeln wie bei den Säugetieren statt, doch geht aus Schminckes Untersuchungen hervor, daß die Regenerationskraft bei den einen stärker, bei den anderen geringer ist und so sehr zurücktreten kann, daß sie kaum noch zu einem funktionell brauchbaren Ersatz der betreffenden Muskeln führt. Das kommt schon bei den Schlangen und Schildkröten vor und wird ebenso bei den Säugetieren gefunden, obwohl eine Gesetzmäßigkeit dieser Erscheinungen kaum besteht, denn man sieht Raubtiere und manche Nagetiere gut regenerieren, während dies bei anderen Nagetieren in nur unvollkommener Weise geschieht.

Bei diesem Sachverhalt war es von vornherein zu erwarten, daß die hochstehenden Wirbeltiere, und mit ihnen der Mensch, nur eine sehr geringe oder überhaupt keine Regenerationsfähigkeit der Muskulatur zeigen würden. Dementsprechend liest man in den zusammenfassenden Darstellungen und Handbüchern, daß die Heilung von Muskelwunden unvollkommen bleibt und durch Einschieben von Bindegewebe, also durch Narbenbildung erfolgt (Marchand, M. B. Schmidt, Kaufmann). Dies gilt in erster Linie für große Lücken, die selbst durch die bindegewebige Narbe schwer oder überhaupt nicht auszufüllen sind. Bei weniger umfangreichen, durch Bindegewebe zu schließenden Substanzverlusten kann dennoch eine gewisse Verbesserung der Narbe dadurch erfolgen, daß an den alten Muskelfasern terminale Knospen auftreten, die zu spindel- und bandförmigen Elementen auswachsen und in das Narbengewebe eindringen, um sich infolge Auftretens der Längs- und Querstreifung in Muskelfasern zu verwandeln. G. Amati (1923) hält nach seinen (durch Einschnitte am M. glutaeus der Kaninchen) gewonnenen Erfahrungen die Regenerationsfähigkeit der Muskulatur für größer als gemeinhin angenommen wird. Kleinere Zwischenräume werden danach durch neugebildete Muskelfasern ausgefüllt, zwischen denen sich nur wenig Bindegewebe befindet. Auch in dem Narben- (Binde-) Gewebe, welches die größeren Lücken erfüllt, sind neugebildete Muskelfasern vorhanden.

Die immer wiederkehrenden Angaben über Muskelregeneration lassen die Wiederherstellung umfangreicher Muskelpartien auch beim Menschen vielleicht doch nicht so unmöglich erscheinen, wie zunächst anzunehmen ist. A. Bier beschrieb einige Fälle, in denen infolge krankhafter Veränderungen recht umfängliche Teile der Brust- und Beinmuskulatur entfernt werden mußten und der Befund nach geschehener Heilung eine echte Regeneration, d. h. einen wirklichen Ersatz der verlorenen Muskeln wahrscheinlich machte. Mit vollständiger Sicherheit war dies jedoch nicht zu erweisen und bei der geringen, wenn nicht gänzlich mangelnden Regenerationsfähigkeit dieser Muskeln waren Zweifel an dieser vermuteten Muskelwiederherstellung sehr am Platz. Diese sind dagegen nach Biers Annahme völlig unberechtigt bei einem weiteren Fall, bei welchem an der Hinterseite des Oberschenkels ein durch Heilung einer Schußverletzung entstandenes Narbengewebe von reichlich Faustgröße entfernt wurde, das die ganze Dicke der Muskulatur einnahm und mehreren Muskeln angehörte. Nach geeigneter, hier nicht näher zu beschreibender Behandlung, zeigte sich im Verlauf von drei Monaten die nur mit Haut bedeckte, die ganze dort befindliche Beugemuskulatur umfassende Lücke durch Ergänzung der dahin gehörigen Muskeln ausgefüllt. Eine nötig werdende Nachoperation ließ dies mit Sicherheit erkennen, wie auch die wohl ausgebildete quergestreifte Muskelstruktur durch die mikroskopische Untersuchung an herausgenommenen Stücken festzustellen war. Bier hebt ausdrücklich

hervor, daß es sich in diesem Fall um einen klaren, eindeutigen Befund handele und daß ein wahres Regenerat von seltener Vollkommenheit vorliege, welches in Form und Struktur den an die neugebildeten Teile zu stellenden Anforderungen entspreche. Das widerspricht zwar den bisher und auch zumeist von Bier (1917 und 1918) selbst gemachten Erfahrungen, kann aber nach der von ihm gegebenen Darstellung nicht gut bezweifelt werden.

Noch weniger regenerationsfähig als die übrige Muskulatur scheint die des Herzens zu sein, von dem ziemlich übereinstimmend angegeben wird, daß Verletzungen nur durch bindegewebige Narbe heilen, die sehr rasch, schon in wenigen Tagen gebildet ist. Wenn sie, wie ebenfalls beschrieben wird, neu aufgetretene Muskelfasern enthält, so ist dies nur in sehr geringem Maße der Fall und wohl kaum von irgendwelcher funktionellen Bedeutung. Das entspricht im ganzen auch der neueren auf Tierversuchen und Beobachtung an menschlicher Myocarditis beruhenden Anschauung (A. Grisi 1924), wonach die Muskelfasern des Myocardiums kaum oder überhaupt nicht regenerationsfähig sind.

11. Ganglien und Nervenregeneration

Bei niederen Tieren, die einen beträchtlichen Teil ihres Körpers verlieren und neu bilden können, muß das auch mit dem Nervensystem geschehen. Dafür liefern die Planarien ein gutes Beispiel, von denen wir bereits früher hörten, daß der verlorene Kopf mit den Sinnesorganen (Augen) regeneriert werden kann und daß kleine Stücke aus verschiedenen Körperpartien sich zu vollständigen Tieren mit den zugehörigen Organen ergänzen (5. Kap. S. 177, Fig. 128 bis 129). Es scheint, als ob die Neubildung der Nervenstämme und des Gehirns dabei aus dem indifferent (embryonal) gebliebenen Gewebe des Körperparenchyms in Verbindung mit den noch erhaltenen Teilen der Längsnervenstämme vor sich ginge (S. Flexner, N. M. Stevens 1902). Die Ganglienzellen entstehen jedenfalls aus indifferentem Gewebe, nicht aber durch Auswachsen der alten Teile. Indem die letzteren zu dem sich um sie gruppierenden Bildungsmaterial in enger Beziehung stehen, kommt es zu einer Ausbreitung der Nervenstämme in die neugebildeten Körperpartien und zur Neubildung des Gehirns.

Bei den Anneliden können ebenfalls mit dem ersetzbaren Vorderende sowohl das Gehirn und die Schlundkommissuren, als auch das Bauchmark in weiter Erstreckung mit dem Vorder- und Hinterende neugebildet werden. Dies geschieht in einer Weise, die

sich mit der bei der Embryonalentwicklung vergleichen läßt, d. h. in der Hauptsache durch Wucherung des ektodermalen Epithels infolge reger Zellteilung sowie durch Ablösung der verdickten Teile von der Oberfläche und Versenkung in die Tiefe. So werden die sehr umfangreichen Partien des Zentralnervensystems gebildet, die aus dem indifferenten Entwicklungszustand allmählich zur Ausbildung der Ganglienzellen und Nervenfasern übergehen. In der Gegend der Unterbrechungsstelle beteiligen sich vermutlich auch die alten Zellenelemente an der Bildung der neuen durch Aussenden von Zellenfortsätzen (Nervenfasern), so daß unter Anteilnahme der alten wie der neuen Elemente die Verbindung zwischen beiden hergestellt wird. Nach den Untersuchungen von A. R. Hall (1921) geschieht dies nicht nur durch Auswachsen von Nervenfasern, sondern auch durch Auswandern großer Nervenzellen in das Verbindungsstück.

Wie die Anneliden sind auch die Echinodermen Tiere, die in der Lage sind, höchst umfangreiche Teile ihres Körpers unter Vermittlung eines ziemlich indifferenten Regenerationskegels neu zu bilden, weshalb auch für den Ersatz des Nervensystems primitive, an die Embryonalentwicklung erinnernde Vorgänge zu erwarten sind. Im wesentlichen besteht der Vorgang darin, daß im Ektoderm eine Sonderung in eine oberflächliche Lage, das spätere Körperepithel und in eine innere Schicht erfolgt, woraus Ganglienzellen und Neuroglia hervorgehen. Außerdem findet allerdings eine Vermehrung der Zellenelemente des alten Nerven und ihr Eindringen in den neuen statt, doch handelt es sich dabei wohl auch mehr um die Herstellung einer Verbindung zwischen beiden, während die Hauptmasse des Nerven anscheinend auf die vorher angegebene Weise erfolgt (Dawydoff). Wenn von einem Auswachsen des Radiarnerven bei der Armregeneration der Seesterne (z. B. bei Schapiro) die Rede ist, so läßt sich dies mit jener Entwicklungsart insofern vereinigen, als beide Vorgänge ineinandergreifen und kontinuierlich verlaufen können.

Die Entscheidung darüber, inwieweit der alte Nerv an der Neubildung beteiligt ist oder diese unabhängig von ihm erfolgt, ist nicht immer ganz leicht zu treffen. Das geht auch aus den Darstellungen hervor, welche von der Erneuerung der Gliedmaßennerven bei den Arthropoden gegeben werden. Während in einem Fall mit Entschiedenheit das Auswachsen junger Nervenfasern aus dem alten Stumpf behauptet wird (Ost), vollzieht sich der Vorgang nach anderen Angaben in umgekehrter Richtung. Sowohl bei

der Regeneration des Flußkrebsbeines wie der Antenne von *Asellus* soll die Neubildung des Nerven von der äußeren Zellenlage des Regenerats ausgehen, indem diese Zellen sich vermehren, in die Länge strecken und gegen den alten Nerven hin auswachsen (Reed, Wege). Vermutlich beteiligt sich auch letzterer durch Vordringen seiner Nervenfasern an der Herstellung der Verbindung.

Wenn bei den niederen Wirbeltieren so umfangreiche Körperteile wie die Gliedmaßen und der Schwanz verlorengehen und neugebildet werden, so wird mit der gesamten Organisation dieser Teile auch das Nervensystem wieder hergestellt. Bei ihnen besteht also die Möglichkeit der Regeneration auch der zentralen Partien des Nervensystems. Im regenerierten Schwanz der Amphibien zeigt sich das Rückenmark neugebildet und auch im Eidechsenschwanz ist dies bis zu einem gewissen Grade der Fall. Die Neubildung dürfte vom Stumpf wohl unter Beteiligung im Rückenmark vorhandener embryonaler Zellen ausgehen. Simoes-Raposo (1924) beschreibt sie bei der Regeneration des Amphibienlarvenschwanzes (*Pleurodeles*) als Proliferation und Differenzierung der Zellen am Endabschnitt. Vielleicht könnte auch das umgebende Bildungsgewebe beteiligt sein, während es sich bei der Extremität nur um Bestandteile des peripheren Nervensystems handelt und dementsprechend ein bloßes Auswachsen von den zentralen Stümpfen in Frage kommen dürfte.

Die mehrfach gemachten Angaben über den Ersatz beträchtlicher Teile des Rückenmarks und Gehirns bei niederen Wirbeltieren, außer den vorerwähnten mit Neubildung ganzer Körperpartien verbundenen Erscheinungen, sind zum mindesten mit großer Vorsicht aufzunehmen. Etwas anderes ist es mit dem Ersatz solcher Teile während der Embryonal- oder frühen Larvenentwicklung, in welcher Zeit die Bildungsfähigkeit der Zellen noch eine sehr große ist und Umbildungen verschiedenster Art möglich sind. Aber diese Vorgänge gehören nicht in das Bereich der hier anzustellenden Betrachtungen. Was von Neubildungen im Zentralnervensystem überhaupt in Betracht kommt, scheint von den Zellen in der Umgebung des Zentralkanals auszugehen, deren mitotische Teilung im Rückenmark der Tritonen beobachtet wurde und dort zur Bildung von Ganglienzellen führte.

Bei den höheren Wirbeltieren wie besonders beim Menschen besteht die Annahme, daß eine Regeneration im Zentralnervensystem nicht mehr vorkommt und zwar schon deshalb nicht, weil die Ganglienzellen

die Teilungsfähigkeit verloren haben. Zwar sind bei manchen Säugetieren Teilungen der Ganglienzellen auch nach der Geburt noch zu beobachten, doch geht es auch damit bald zu Ende. Eine gewisse Reparationsfähigkeit und Wiederherstellung der Funktion, wie sie für das Rückenmark junger Säugetiere beschrieben wurde, liegt dabei im Bereich der Möglichkeit. Vorsicht bei der Beobachtung von Zellteilungen im Zentralnervensystem ist insofern geboten, als es sich um Gliazellen handeln kann. Die Zellen der Neuroglia und des Bindegewebes vermögen sich zu teilen, wodurch es zur Verbindung der durch Verletzung getrennten Teile kommen kann, doch hat man dann eben nur eine Narbenbildung vor sich. Daß sich in dem Narbengewebe Nervenfasern finden, die von den Ganglienzellen aus der Umgebung hineinwachsen, ist aus den noch zu besprechenden Erscheinungen der Nervenregeneration erklärlich.

Die Nervenregeneration selbst ist ein vielumstrittenes Gebiet, das wegen seiner weitreichenden Bedeutung für die verschiedenen Zweige der medizinischen Wissenschaft eine enorme Zahl von Bearbeitungen gefunden hat. J. Boeke (1921) weist darauf hin, daß im Literaturverzeichnis der bekannten Arbeit von Perroncito über die Regeneration durchschnittener Nerven allein mehr als dreitausend Namen genannt seien. Sein eigenes Verzeichnis umfaßt deren dreihundert und das von Goldzieher etwa ebenso viele. Bei diesem Sachverhalt und bei der recht verschiedenartigen Auffassung, welche der Ablauf der Nervenregeneration erfuhr, soll hier nur versucht werden, die Hauptpunkte hervorzuheben.

Trotz der entgegenstehenden Auffassungen dürfte nach dem jetzigen Stand der Kenntnisse daran festzuhalten sein, daß beim Durchtrennen eines Nerven vom zentralen Stumpf die Nervenfasern aus- und möglichst gegen den peripheren Stumpf hinwachsen, um den im übrigen degenerierenden abgetrennten (peripheren) Nervenabschnitt als Bahn für das weitere Auswachsen zu benutzen (Fig. 1 S. 12). Der Vorgang vollzieht sich in der Weise, daß nach Wegräumen der degenerierenden und sonst nicht verwendbaren Teile des Stumpfes durch phagocytäre, anscheinend infolge mitotischer Teilung der Neurilemm- (Schwannschen Scheiden-) Zellen entstehende Elemente, die Fibrillen unter Bildung von Endkolben zum Teil direkt, zum Teil mit Verzweigung auswachsen (Fig. 175). Diese Fortsätze dringen in ihrer Gesamtheit vor und bedürfen offenbar für die Möglichkeit ihres Gedeihens als Leitungsbahn und vielleicht auch zur Ernährung des abgetrennten Nervenabschnittes, den sie (viel-

leicht infolge chemotaktischer Wirkung [Neurotropismus] der Zerfallsprodukte des absterbenden Nerven) erreichen, um nun in ihm bis ans Ende vorzudringen. Abirrende Nerven sind im allgemeinen nicht von Bestand; sie bedürfen also zu ihrem Gedeihen des abgetrennten Nerventeils, obwohl andererseits von Nerven die Rede ist, welche in das Bindegewebe der Narbe vordringen und eine gewisse Innervierung veranlassen.

Nach neueren Annahmen sollen wie die Wachstumsvorgänge überhaupt so im besonderen auch das Auswachsen und die Regeneration der Nerven stark unter dem Einfluß oxydierender Fermente stehen (Marinesco 1924). Die bei Anwendung geeigneter Methoden im Cytoplasma der Ganglienzellen und in ihren Fortsätzen nachweisbaren Oxydate würden danach für die Nervenregeneration unentbehrlich sein und ihr Zurücktreten hätte deren Nachlassen und schließliches Unterbleiben zur Folge.

Fig. 175. Ende des zentralen Stumpfes vom Nervus ischiadicus der Katze $2^1/_2$ Tag nach der Durchschneidung; Auswachsen feiner und stärkerer Axone mit Endkeulen (aus Heidenhain nach Ramon y Cajal)

Der periphere (abgetrennte) Teil des Nerven ist jedenfalls der Vernichtung geweiht und eine von seinen Elementen ausgehende Regeneration ist nach älteren und neueren übereinstimmenden Befunden keinesfalls anzunehmen.[1]) Möglich wäre Verstärkung des auswachsenden Nerven durch die noch am Leben befindlichen

1) Sehr auffallend sind die bisher nur kurzen, mir überdies nur im Bericht zugänglichen Angaben von Weissfeiler (1925) über die Nervenregeneration nach Herausschneiden des Chiasma mit einem Stück der beiden Sehnerven bei *Triton* (Zool. Bericht 8. Bd. 1926). Danach soll die Regeneration von den nervösen Teilen des Auges ausgehen und von hier aus die Verbindung mit dem Gehirn durch proximalwärts auswachsende Nerven hergestellt werden, wobei durch Verschmelzen der beiden regenerierenden Nervenstämme sogar ein „Pseudochiasma" entstehen könne. Im allgemeinen wäre die Verbindung mit dem Gehirn nur mangelhaft, wie auch die Vorgänge sehr unregelmäßig verliefen. Sehr wahrscheinlich klingen die Angaben nicht; näheres darüber muß abgewartet werden.

Wandzellen, auf deren Kosten zum mindesten die Verlängerung des Nerven erfolgt.

Eine Beteiligung der Neurilemmzellen an der Ausbildung der Nervenfaser wird immer wieder in Betracht gezogen. Über ihre schon erwähnte Vermehrung durch mitotische Teilung kann kein Zweifel bestehen; sie würden sich dann strecken, in die Länge wachsen und sich dadurch zu bandartigen Gebilden vereinigen, in denen eine Differenzierung zu Nervenfasern (Axenzylindern) erfolgen könnte. Ob die Zellen der Schwannschen Scheide des peripheren Teils unter dem Einfluß des in diese hineinwachsenden Nervens ebenfalls noch eine solche Fähigkeit besitzen, muß zweifelhaft erscheinen. — Die neugebildeten Nervenfasern sind anfangs marklos und erlangen erst nach längerer Zeit eine zarte Myelinhülle.

Soweit die Leitbahn durch den peripheren Teil des Nerven noch nicht gegeben ist, vollzieht sich das Auswachsen der Nervenfaser ähnlich wie bei der Embryonalentwicklung, d. h. die Zellenfortsätze müssen in das umgebende, andersartige Gewebe vordringen bis sie auf die Leitbahn des peripheren Stumpfes stoßen. Die regenerierende Nervenfaser entsteht wie die bei der Embryonalentwicklung als Fortsatz der Ganglienzelle, welcher Vorgang seit Harrisons bekanntem Explantationsversuch mit Ganglienzellen aus dem Medullarrohr des Frosches direkt unter dem Mikroskop zu beobachten ist. Über die Beteiligung anderer Zellen an der Ausbildung der Nervenfaser, eine sowohl für die Embryonalentwicklung wie für die Regeneration immer wieder aufgeworfene und eingehend bearbeitete Frage, soll hier nicht weiter gesprochen, sondern auf die älteren und neueren Arbeiten der genannten und dort erwähnten Autoren verwiesen werden (Perroncito, Ramon y Cajal, Bethe, Harrison, Held, Heidenhain, Edinger, Boeke, Boccadoro (1923), Hooker (1925), Lawrentjew (1925).

12. Regeneration der Sinnesorgane

Wird die zweite Antenne eines Krebses oder irgend eine Extremität eines anderen Arthropoden regeneriert, so erfolgt mit der Wiederherstellung der betreffenden Gliedmaße auch diejenige der an ihr meistens in großer Zahl vorhandenen Hautsinnesorgane. Bei der Regeneration des Vorder- und Hinterendes polychaeter Anneliden werden die an ihnen befindlichen Cirrhen, Taster, Augen und sonstige Sinnesorgane oder Träger von solchen ebenfalls wiederhergestellt. Selbst bei den Wirbeltieren findet ein Ersatz von Sinnes-

organen oder doch eines Teiles derselben noch statt; so werden die nach Durchschneiden der sie innervierenden Nerven degenerierten Geschmackspapillen an den Barteln des Zwergwelses *Amiurus nebulosus* neugebildet. Wenn dies nicht im direkten Zusammenhang mit dem regenerierenden Nerven geschieht, so doch jedenfalls unter seinem Einfluß (May 1925). Werden Teile der Barteln abgeschnitten, so wird das Verlorene ergänzt, wenn der Nerv vorhanden ist und regenerieren kann; ist er jedoch durchschnitten und degeneriert, so unterbleibt die Wiederherstellung und mit ihr diejenige der Geschmackspapillen. Letztere erweist sich also auch in diesem Fall als abhängig von der Nervenregeneration (Olmsted 1920). Dasselbe gilt von den Sinnesorganen der Seitenlinie, die nach dem Durchschneiden des zugehörigen Nerven ebenfalls degenerieren und mit dem Auswachsen des regenerierenden, Seitenzweige aussendenden Nerven unter deren Einfluß wiederhergestellt werden (Brockelbank 1925). Ebenso sind die Sinnesorgane der Seitenlinien bei den Amphibienlarven (*Rana* und *Amblystoma*) in ihrer Erhaltung vom Nerveneinfluß abhängig, wie aus den älteren Untersuchungen von Harrison (1904) hervorging und durch die neueren von Stone (1922) bestätigt wurde. Das gleiche ist von der durch Boeke (1922) verfolgten Regeneration der Grandryschen Körperchen in der Wachshaut des Entenschnabels zu sagen. Die Neubildung der Sinnes- (Tast-) Zellen erfolgt hier in enger Verbindung mit den nach Durchtrennung des Nerven wieder auswachsenden Nervenfasern.

Eine bekannte Erscheinung ist die Neubildung der Augen am regenerierenden Vorderende oder bei irgendwelchen Teilstücken des Planarienkörpers. Auch bei den Anneliden werden mit dem neugebildeten Kopf die Augen ergänzt. Mit den Ersatz des Vorderendes der Gastropoden (Nudibranchier) können auch die Tentakel neugebildet werden. Die Schneckenfühler, besonders die als Träger der Augen dienenden, gaben überhaupt ein beliebtes Objekt für Regenerationsversuche ab. Dabei stellte sich heraus, daß die Augen an der Fühleranlage wie bei der Embryonalentwicklung durch Einfaltung des ektodermalen Epithels entstehen, um später von diesem abgelöst und in die Tiefe versenkt zu werden (Kap. 5 S. 147). Später erlangen sie die Ausbildung des normal funktionierenden Organs. Selbst die Augen der Wirbeltiere sind noch bis zu einem gewissen Grade regenerationsfähig, doch sind die mit ihnen angestellten Versuche nach anderer Richtung von Bedeutung, weshalb sie in Verbindung mit den betreffenden Problemen behandelt werden sollen

(Kap. 10 Fig. 183—185 S. 313ff.). Ähnliches gilt für die zusammengesetzten Augen der Arthropoden (Kap. 16). Auch die Riechorgane der niederen Wirbeltiere können nach Verlust wiederhergestellt werden, wovon ebenfalls an anderer Stelle die Rede sein wird (Kap. 22 Fig. 369).

13. Regeneration der Kiemen

Erfolgreiche Versuche, die Kiemen der Froschlarven (*Rana fusca*) zur Regeneration zu bringen, wurden von K. Merkel (1925) ausgeführt, obwohl diese Organe recht hinfälliger Natur und nicht länger als zehn Tage in Funktion sind. Schon deshalb liegt es nahe, daß die voll ausgebildeten Kiemen nicht regenerieren. Werden die beiden vorderen Kiemen der jungen Larve abgeschnitten, die dritte (hintere) ist noch zu unansehnlich, als daß sich dies durchführen ließe, so wachsen sie alsbald wieder nach und erlangen in wenigen Tagen beinahe den Umfang der nicht operierten Kiemen der anderen Seite. Ganz wird dies gewöhnlich deshalb nicht geschehen, weil sich die unverletzte, anderseitige Kieme verhältnismäßig stärker entwickelt, wie dies nach Analogie anderer Organe zu erwarten war. Desgleichen erfährt auch die unverletzt gebliebene dritte Kieme derselben Seite eine etwas stärkere Ausbildung als gewöhnlich.

Beständiger und dem Experiment besser zugänglich sind die Kiemen der Schwanzlurche. Eycleshеimer (1906) untersuchte die Wiederherstellung der abgeschnittenen Kiemen an den Larven von *Necturus* und verglich sie Stadium für Stadium mit der normalen Entwicklung, wobei sich gewisse Unterschiede im Auftreten und in der Stellung der neugebildeten Kiemenblättchen ergaben. Auch H. Wurmbach (1926) stellte bei seinen Regenerationsversuchen an Axolotl-Kiemen fest, daß die regenerierte Kieme niemals die völlige Regelmäßigkeit der normalen erreicht.

Wird die Kieme um ein Drittel, auf die Hälfte oder noch mehr verkürzt, so schließen sich die Wundränder zusammen und nach erfolgter Wundheilung erhebt sich über der Wundfläche der Regenerationskegel, der sich etwa am Ende der zweiten Woche als kleine Vorwölbung erkennen läßt (Fig. 176 *A*) und im Verlauf einer weiteren Woche zapfenförmig auswächst (Fig. 176 *B*). An ihm treten als zarte Ausbuchtungen die Kiemenblättchen auf und zwar distalwärts an Größe abnehmend (Fig. 176 *C* und *D*); ihre Zahl vermehrt sich mit zunehmender Größe und Stärke des Stammes, während die

vorher gebildeten Blättchen weiter wachsen (Fig. 176 *E* und *F*). In ihnen waren schon bald Blutgefäße wahrnehmbar, die von denen des Stammes auszugehen scheinen. Allmählich wächst das Regenerat zu der Form und Größe der früheren Kieme heran, allerdings erlangt es nie deren völlige Ausbildung, wie schon erwähnt wurde.

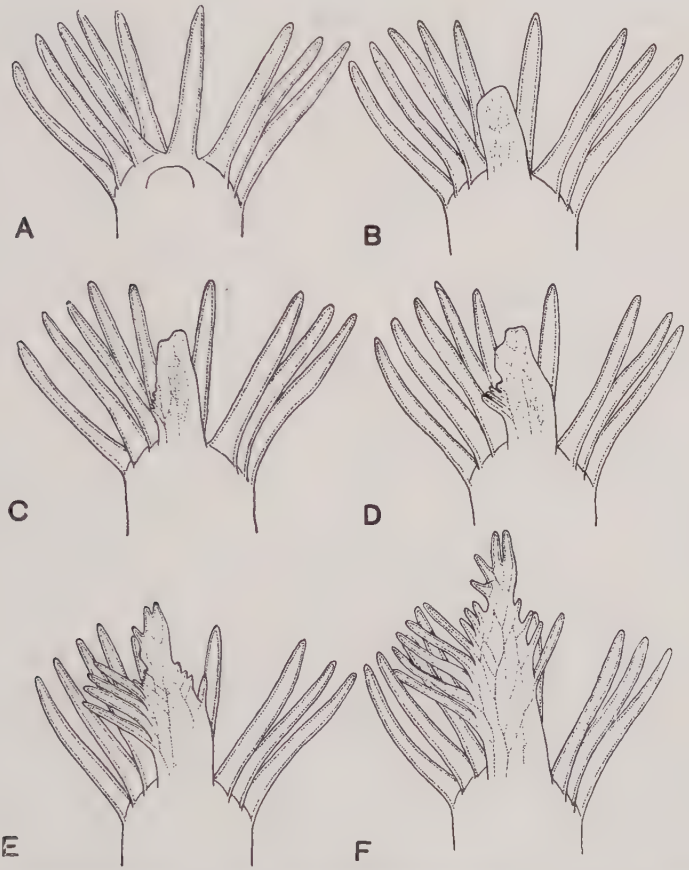


Fig. 176. Kiemenregeneration bei *Amblystoma mexicanum*, *A* der Kiemenstumpf mit dem jungen Regenerationskegel, *B* letzterer zapfenförmig ausgewachsen, *C* und *D* die auftretenden Kiemenblättchen, *E* und *F* deren Vermehrung und weitere Ausbildung (nach H. Wurmbach 1926)

Als zarte äußere Anhänge sind die Kiemen ungemein leicht verletzlich und Wurmbach fand sie bei den meisten Axolotln mehr oder weniger stark beschädigt. Es wäre von Interesse, wie sich die in ungleich geschützterer Lage befindlichen Fischkiemen bezüglich ihrer Regenerationsfähigkeit verhalten.

14. Regeneration des Darmkanals und seiner Anhänge

Kleine des Mundes entbehrende, irgendwo aus dem Körper herausgeschnittene Stücke der Hydroidpolypen (*Hydra*) vermögen eine neue Mundöffnung zu bilden, indem ihr entodermales Epithel sich ergänzt und mit dem Ektoderm verschmilzt, worauf der Durchbruch des Mundes erfolgt. Eine Ergänzung des Mitteldarmes und Neubildung des Pharyngealapparates findet an den Teilstücken der Planarien statt, die aus ganz verschiedenen Körpergegenden gewonnen wurden (P. Steinmann 1908 und 1925). Ebenso erfolgt bei Verlust des Vorder- und Hinterendes bei den Anneliden eine Erneuerung der verlorengegangenen Teile des Mitteldarmes und von ihm her auch eine Neubildung des Vorder- und Enddarmes, soweit diese Abschnitte mit der Mund- und Afteröffnung nicht durch Ektodermeinstülpungen gebildet werden. Hierbei machen sich auffallende Unterschiede von der Embryonalentwicklung dieser Teile geltend, weshalb in anderer Verbindung nochmals darauf zurückzukommen ist (Kap. 10 Fig. 179—181 S. 302ff.).

Höchst umfangreiche Teile des Darmkanals werden bei den Echinodermen neugebildet. Wenn ein oder mehrere Arme eines Seesternes verloren gehen und dafür neue Arme an der Scheibe entstehen, so muß deren ganzer Darmapparat durch allmähliches Auswachsen von den zentralen Teilen geliefert werden. In noch weit höherem Maße ist dies der Fall, wenn es sich um die Ablösung eines Armes und Ergänzung des Gesamtkörpers von ihm aus handelt (Fig. 123 und 124 S. 163). Dann ist fast das ganze Darmsystem mit den voluminösen Blindsäcken, Magen, Vorder- und Enddarm samt Mund- und Afteröffnung neu zu bilden. Nicht weniger beträchtlich ist der Umfang der Darmregeneration bei den Holothurien, wenn ungefähr der gesamte Darmkanal unter dem Einfluß gewisser Reize ausgestoßen und später wieder neu gebildet werden soll (S. 166).

Eine gewisse, wenn auch entsprechend dem im ganzen weit geringeren Regenerationsvermögen der Weichtiere nicht beträchtliche Ersatzfähigkeit von Teilen des Darmkanals ist auch bei den Schnecken noch vorhanden. Verlieren sie den vorderen Teil des Kopfes, so wird mit diesem die Mundöffnung und die anschließende Mundröhre unter Beteiligung des ektodermalen Epithels neu gebildet. Dagegen kommt es bei den im allgemeinen sehr regenerationsfähigen Seescheiden nach Verlust beträchtlicher Körperpartien zum Ersatz des gesamten Kiemenkorbes und Darmkanals,

wovon jedoch ebenfalls erst später bei der Besprechung anderer Fragen die Rede sein wird (Kap. 13 Fig. 210—212 S. 368).

Bei den Wirbeltieren wird man eine umfangreiche Regeneration des Darmkanals von vornherein nicht erwarten. Immerhin wenn so beträchtliche Teile des Hinterkörpers verloren gehen und ergänzt werden, wie man es von den Fischen kennt (Fig. 103 und 104 S. 137) und wenn diese Individuen längere Zeit leben, so muß zum mindesten eine Verbindung des Darmes mit der Außenwelt hergestellt werden. Sie besitzen jedenfalls einen neugebildeten After, dessen Entstehung (allerdings bei Embryonen) durch eine ektodermale Einstülpung von J. Nusbaum und Sidoriak festgestellt werden konnte. Durch Auswachsen des blinden Mitteldarmendes der des Hinterleibes beraubten Forellenembryonen und Vereinigung mit der ektodermalen Enddarmanlage (Proktodaeum) wird die hintere Darmpartie wieder vervollständigt.

Die ausgebildeten Wirbeltiere zeigen keine eigentliche Regeneration der einzelnen Abschnitte des Darmkanals. Wenn von einer solchen die Rede ist, handelt es sich nur um den Ersatz von Teilen der Schleimhaut, die sowohl im Magen, wie in den darauffolgenden Darmpartien stattfindet und die schon vorher im allgemeinen behandelt wurde (S. 246). Infolge dieser Regenerationsfähigkeit der Schleimhäute können Defekte der Darmwand, die durch pathologische Veränderungen (z. B. Geschwüre) hervorgerufen wurden, bis zu einem gewissen Grade ausgeheilt werden. Die normale Struktur mit Drüsen, Muscularis usw. wird jedoch, zumal nach tieferen Eingriffen, kaum wieder hergestellt. Das gilt auch für Verletzungen des Darmes, die auf mechanischem Wege entstanden, wie das Ausschneiden oder Durchschneiden des Magendarmkanals bei Operationen. Die wieder vereinigten Teile können glatt verheilen, so daß die Verwachsungsstelle kaum noch zu bemerken ist, aber eine eigentliche Regeneration hat auch da nicht stattgefunden. Bekanntlich sind es höchst umfangreiche Teile des Magendarmkanals, die auf operativem Wege ausgeschaltet werden können. Payr nennt einen Fall, in welchem bei einem sechzigjährigen Patienten nicht weniger als $5^1/_2$ m des erkrankten Dünndarmes entfernt werden mußten, worauf Heilung eintrat und eine Verlängerung des Lebens um $2^1/_2$ Jahr erzielt wurde, der sonstigen umfangreichen Resektionen am Magendarmtraktus nicht zu gedenken, die zu einem Funktionsersatz der betreffenden Magen- und Darmteile auf längere oder kürzere Zeit führten.

Die Regeneration der Leber ist wegen ihrer großen medizinisch-chirurgischen Bedeutung ebenfalls ein vielbearbeitetes Gebiet, auf das unter Verweisung auf die zusammenfassenden Darstellungen (Aschoff, Marchand, Goldzieher) und Handbücher (Aschoff, Kaufmann) hier nur kurz eingegangen werden kann. Ob und in welcher Weise die Gewebe der Leber regenerieren, ist eine durch ältere und neuere Beobachtungen nach Lebererkrankungen und Operationen am Menschen, sowie durch Tierversuche immer wieder geprüfte Frage (R. Blum, Mitsuda 1924), die schon nach den älteren Untersuchungen von Ponfick und Ribbert entschieden dahin zu beantworten war, daß eine echte Regeneration erfolgt. Zwar können Substanzverluste der Leber durch wucherndes Bindegewebe ausgefüllt werden, so daß an Stelle des funktionierenden ein Narbengewebe tritt, doch braucht dieses nur einen vorübergehenden Zustand darzustellen und kann nachträglich durch echtes Lebergewebe verdrängt werden.

Weiter ist nun die Frage, ob die Leberzellen selbst regenerieren oder ob die neuen Zellen nur vom Epithel der Gallengänge geliefert werden. Offenbar ist beides möglich, so daß sich Leberzellen wie die Gallengangepithelien an dem Ersatz verlorener Leberpartien beteiligen. Zumal junge Gallengänge können sich zu Leberzellbalken entwickeln. Auch aus den von Massenti (1923) an verschiedenen Säugetieren (Hund, Katze, Kaninchen u. a.) angestellten Versuchen ergab sich sowohl eine von den Leberzellen wie von den Gallengängen ausgehende Zellvermehrung zum Ersatz der verlorengegangenen Teile. Durch Wucherung der Leberzellen von dem noch vorhandenen Lebergewebe aus bildet sich unter entsprechender Beteiligung des Blutgefäßbindegewebsapparates funktionell hochwertiges Leberparenchym, mit dem die massenhaft neu gebildeten Gallengänge und die von ihnen entstehenden Leberzellen in Verbindung treten (Borst 1923). Auf diese Weise können recht bedeutende Substanzverluste ausgeglichen und erhebliche Teile des Organs neugebildet werden. Bei den an Säugetieren (Kaninchen und Hunden) vorgenommenen Versuchen konnte die Leber zur Hälfte, sogar bis zu einem Viertel ihres Umfangs entfernt und bis zu vierfünfteln oder mehr wieder neugebildet werden (Gluck, Ponfick, Meister).

Im Vergleich mit diesem Verhalten der höheren Wirbeltiere ist es recht auffallend, daß bei den von Schaxel (1921) am Axolotl vorgenommenen Versuchen nach Wegnahme eines Teiles der Leber etwa bis zur Hälfte keine Zunahme des Restes durch Regeneration,

sondern nur eine (allerdings beträchtliche) kompensatorische Größenzunahme des unversehrten Leberlappens erfolgt.

Die Regeneration des Pankreas nach Verletzung und Substanzverlust besteht in einer Wucherung der Ausführungsgangsepithelien. Das Epithel der Gänge vermehrt sich auf mitotischem Wege, wodurch Verdickungen, seitliche Ausbuchtungen und Sprosse gebildet werden. Dadurch kommt ein funktionell brauchbares Drüsengewebe zustande, wie durch Versuche an Meerschweinchen und Hunden erwiesen wurde (Kyrle).

Die Regeneration der Speicheldrüsen erfolgt abgesehen von dem dauernden Verbrauch und Ersatz von Zellen während ihrer Tätigkeit (physiologische Regeneration) nach Verlust umfangreicher Partien durch Bildung von Ausstülpungen an den Ausführgängen. Diese Sprosse wachsen weiter aus, verzweigen sich und werden an ihrem Ende verdickt, wodurch ihr Epithel zu funktionierenden Drüsenzellen umgebildet wird. Eine ähnliche Differenzierung sprossender Ausführgänge zu spezifischen Drüsenteilen erfolgt bei der Regeneration der Tränen- und Milchdrüsen, wie gleich hier erwähnt werden soll.

15. Schilddrüse, Thymus, Nebennieren, Lymphdrüsen und Milz

In den genannten Organen kann zwar ein gewisser, aber anscheinend recht beschränkter Ersatz von Zellen stattfinden. Bei den Tieren scheint dies im höheren Maße als beim Menschen der Fall zu sein; so wird der Thymusdrüse der Haustiere (Ziege, Schaf, Carnivoren) von Joest (1924) eine große Regenerationsfähigkeit zugeschrieben, so daß aus verhältnismäßig geringen Resten das Organ wiederhergestellt werden könne und die infolge der teilweisen Ausschaltung sich einstellenden krankhaften Erscheinungen wieder vollkommen behoben werden. Beim Menschen heilen Verletzungen der genannten Organe häufig nur mit bindegewebiger Narbe. Dies gilt auch für die Milz, obwohl von ihr angegeben wird, daß sie nach teilweiser Entfernung ersetzt werden könnte. Ein Ersatz von Teilen der Milz ist wohl aus den von Schaxel (1921) am Axolotl vorgenommenen Versuchen der Milzexstirpation zu entnehmen.

Nach Zerstören oder Entfernen von Lymphdrüsen können neue Lymphdrüsen aus kleinen Herden lymphoiden Bildungsgewebes entstehen.

16. Nierenregeneration

Geht bei Planarien ein umfangreicher Teil des Körpers verloren oder ist dieser gar nur aus einem verhältnismäßig kleinen Teilstück von neuem entstanden, so ergänzt sich mit dem Fortschreiten der Regeneration und Wiederherstellung der gesamten Organisation unter Anschluß an die erhalten gebliebenen Teile auch das ganze Protonephridialsystem. Sind bei den Anneliden mit dem Vorder- oder Hinterende die paarweise in den Segmenten vorhandenen Nephridien verloren gegangen, so werden sie in einer den neugebildeten Segmenten entsprechenden, oft sehr großen Zahl ebenfalls wieder hergestellt. In der Hauptsache geschieht dies vom Peritoneum der neuentstehenden Segmente her, also in einer Weise, die der embryonalen Entwicklung aus der Wand der Ursegmente ungefähr entspricht. Außer den mesodermalen können ektodermale Teile an der Bildung des Nephridiums teilnehmen, aber das ist auch bei der Embryonalentwicklung der Fall und macht also keinen Unterschied. Da die Nierenkanäle der einzelnen Segmente (wie auch unter sich) unabhängig von einander sind, so findet gewissermaßen ein Ersatz des ganzen Systems statt, während dieses als zusammenhängender Apparat zahlreicher Protonephridialkanäle durch Neubilden und Anfügen von solchen bei der Regeneration der Planarien nur vervollständigt wird.

Bei den Wirbeltieren sind die Nierenkanälchen in ein hochdifferenziertes System eng eingebaut, so daß man eine weitgehende Regenerationsfähigkeit hier kaum erwarten wird. Immerhin ist sie bis zu einem gewissen Grade vorhanden, wie durch Beobachtung an natürlichen Vorgängen, sowie auf experimentellem Wege zu erweisen war. Nach Verletzungen und krankhaften Veränderungen werden zunächst die zerstörten und unbrauchbaren Gewebsreste beseitigt; eine Neubildung von Zellen in den Nierenkanälchen, soweit sie noch erhalten sind, sowie eine Bildung neuer Kanälchen setzt ein. Glomeruli werden aber, wenigstens im ausgebildeten Zustand der Niere, nicht neugebildet. Der geleistete Ersatz bleibt also ein physiologisch ungenügender, wie überhaupt die Ausheilung von Nierenverletzungen durch Bindegewebswucherung vorherrscht, wenn auch in dem Narbengewebe Nierenkanälchen zu finden sind. Wie umfangreich, geradezu die ganze Niere erfüllend, die Narbenbildung unter dem Einfluß krankhafter Prozesse werden kann, wurde bereits vorher (S. 243) erwähnt.

Wird ein Teil der Niere auf diese Weise unbrauchbar, so tritt der gesunde Teil funktionell für den erkrankten ein, was anscheinend durch Volumzunahme der Elemente, sowohl der Epithelien in den Kanälchen, wie auch der Glomeruli bewirkt wird. Diese kompensatorische Hypertrophie kommt dann am deutlichsten zum Ausdruck, wenn infolge krankhafter Veränderungen die eine Niere teilweise oder ganz zerstört ist und die andere ihre Funktion mit übernimmt, wobei sie sich sehr beträchtlich vergrößern kann. Allerdings hängt dies von den individuellen Verhältnissen, besonders vom Lebensalter ab, indem die Nierenvergrößerung im höheren Alter ausbleibt oder nur gering ist, während sie bei frühem Beginn das eineinhalbfache der gewöhnlichen Größe erreichen kann (Aschoff 1923). Soweit aus den über die Nierenhypertrophie angestellten Untersuchungen hervorgeht, beruht sie weniger auf einer Vermehrung als vielmehr auf einer Vergrößerung der vorhandenen Elemente, besonders der Glomeruli, auf welche als die funktionell wichtigsten Teile vor allem geachtet wurde. Dies gilt auch für die Größenzunahme der nach Entfernen der einen Niere erhalten gebliebenen andersseitigen Niere der Säugetiere (Ratte und Kaninchen nach Ribbert 1882, Oliver 1924 und Arataki 1926).

Bemerkenswert sind auch die Ergebnisse, die über die Nierenregeneration im embryonalen bzw. larvalen Zustand der Amphibien (*Amblystoma punctatum*) auf experimentellem Wege sich erzielen ließen. Nach Entfernen des Vornierenganges auf zwei bis fünf Segmente kann dieser vollständig neu gebildet werden. Dadurch wird bei noch in Tätigkeit befindlicher Vorniere das Wachstum der Urniere derselben Seite beschleunigt. Letzteres geschieht auch bei einseitiger Entnahme der Vorniere (Howland 1926).

17. Regeneration der Genitalorgane

Bei den Tieren, welche wie Hydroidpolypen, Planarien, Anneliden, Seesterne, Ascidien nach großen Substanzverlusten den ganzen Körper wieder herstellen, werden auch die Gonaden und mit ihnen die zugehörigen Teile des Geschlechtsapparats neu gebildet. Wegen der Beziehungen der Keimzellen zum Soma wäre es recht erwünscht, diese Vorgänge noch eingehender zu untersuchen als es bisher geschah. Soweit Verläßliches darüber bekannt ist, mußte dies schon vorher behandelt werden (Kap. 6 S. 199).

Bei den höheren Tieren mit weit differenzierteren Organen dürften die Regenerationsvorgänge in der Hauptsache im Erneuern

eines Teiles des Zellenmaterials bestehen, welches ohnedies zur Neubildung neigt. Daß Verletzungen der Hoden und Ovarien der Wirbeltiere nur mit bindegewebiger Narbe heilen, trifft insofern nicht zu, als auch funktionell wichtiges Gewebe neu entsteht. In den Hoden werden Samenkanälchen neu gebildet, wobei anscheinend Keimzellen und Sertolische Zellen beteiligt sind. Dem Zwischengewebe wird beim Ersatz dieser Teile eine wichtige Rolle zugeschrieben.

Wie im Hoden so geht auch im Ovarium die Erneuerung des Zellenmaterials, soweit sie möglich ist, von den alten Zellenelementen aus; es treten bei derartigen Ersatzbildungen mitotische Teilungen der Keimepithelien ein, wodurch ein gewisser, wenn auch kaum sehr weitgehender Ersatz funktionell verwendbarer Zellen gewährleistet wird. Nicht immer sind dafür die richtigen Bedingungen gegeben und dann kommt es nach Verletzungen oder krankhaften Veränderungen der Keimdrüsen nur zur bindegewebigen Ausfüllung der Lücken. — Von der weitgehenden physiologischen Regeneration im weiblichen Geschlechtsapparat (Abstoßen und Erneuern der Uterusschleimhaut) war schon vorher die Rede (S. 94 und 246).

Wenn nach Verlust von sehr erheblichen Körperteilen mit diesen die Keimdrüsen neu gebildet werden, so muß dies auch mit dem Leitungs- und Kopulationsapparat geschehen, um das Funktionieren des ganzen Systems zu ermöglichen. Bei den Anneliden (Oligochaeten) werden dementsprechend die Wimpertrichter, welche die Geschlechtszellen aufnehmen und weiterleiten, sowie die Samen- und Eileiter neu angelegt. Anscheinend geschieht dies in einer der Embryonalentwicklung ungefähr entsprechenden Weise, wenigstens entstehen die Wimpertrichter aus dem Peritonealepithel, wie es ähnlich für die Nephridialtrichter angegeben wurde (S. 200 und 290). Wenn auch die Neubildung des Genitalapparats nicht vollständig zu verfolgen war, so ist er doch schließlich in einer dem normalen Verhalten ungefähr entsprechenden Ausbildung vorhanden (Fig. 144 S. 201 nach Janda 1912 und 1924).

Der bekanntermaßen höchst kompliziert gebaute Begattungsapparat der Planarien entsteht bei der Regeneration (nach Kenk 1924) ebenfalls in einer mit der Embryonalentwicklung ganz übereinstimmenden Weise, und zwar geht er aus den Bildungszellen der Regenerationsknospen hervor, um sich aus einer Anhäufung jener Regenerationszellen zu seiner großen Vollkommenheit zu entwickeln.

Auffallender Weise ist es aber selbst noch bei höheren Tieren möglich, die entfernten Ovarien regenerieren zu lassen. Das geschah durch C. B. Davenport (1925), der bei Mäusen die Eierstöcke mit allen Vorsichtsmaßregeln entfernte, so daß nach ausdrücklicher Angabe keinerlei Reste zurückblieben. In etwa zwei Drittel der recht zahlreichen Versuche, bei denen meist eines, aber auch beide Ovarien entfernt wurden, erfolgte die Neubildung und zwar nicht nur vom „Eierstocksstiel“ aus, sondern sogar etwas entfernt von der früheren Lage des Ovariums direkt vom Peritoneum her.

10. Kapitel

Die Herkunft des Regenerationsmaterials

Am einfachsten gestaltet sich die Herkunft des Regenerationsmaterials, wenn sie von den verletzten Teilen direkt zu bewerkstelligen ist, d. h. also, wenn die betreffenden Gewebe und Organe in der Lage sind, aus sich heraus durch Neubildung die verlorenen Teile zu ersetzen. Dies lernten wir in zahlreichen Fällen von Epithelien, Bindegewebe, Knochen, Muskulatur, Nervengewebe usw. kennen, erfuhren aber auch, daß ein solcher Ersatz nicht selten unmöglich ist, daß er in nicht genügender Weise durch anderes Material (Narbengewebe) vollzogen wird oder ein in der Hauptsache neu auftretendes Bildungsgewebe die Lieferung der wieder herzustellenden Teile übernimmt.

Beide Vorgänge, d. h. die Lieferung der neuen von den alten Teilen oder von einem eigenen Regenerationsgewebe greifen nicht selten ineinander, so daß die Entscheidung darüber, ob der eine oder andere wirksam ist, unter Umständen ziemliche Schwierigkeit bereitet. Bei der (vorher behandelten) Organregeneration tritt uns das besonders dann entgegen, wenn viel Bildungsgewebe vorhanden ist und die in Ersatz begriffenen Teile davon umgeben sind.

Der früher mit Vorliebe für die Herkunft der neuen Teile bei den Regenerationsvorgängen aufgestellte Satz: Gleiches von Gleichem kann zwar zu Recht bestehen und tritt bei der Lieferung der neuen durch die alten Teile klar zu Tage, aber schon bei der Beteiligung indifferenten Bildungsmaterials wird er unsicher und hat in anderen Fällen nur beschränkte oder gar keine Geltung mehr, wenn der Organismus zu anderen Mitteln greift und nach neuem Material sucht, um das Verlorene wieder herzustellen. Inwieweit dies geschehen kann, soll im Nachfolgenden an einer Reihe von Erscheinungen geprüft werden.

1. Neubildungsmaterial bei Coelenteraten und Turbellarien

Schon bei den einfachen Organisationsverhältnissen der Coelenteraten, so bei der Wundheilung von *Hydra* erscheint der Vorgang

teilweise dadurch verändert, daß die unter dem äußeren Epithel gelegenen indifferenten (subepithelialen oder interstitiellen) Zellen sich an der Neubildung des Epithels beteiligen können, zumal dann, wenn die Verletzung an einer Stelle stattfand, an der zahlreiche subepitheliale Zellen vorhanden sind. Außer dem Vorwachsen des Epithels vom Wundrand kann dann ein Einrücken der tieferliegenden Zellen in den neu entstehenden Epithelverband erfolgen.

Nach P. Schulze (1919) ist den interstitiellen Zellen sogar eine ganz besonders große Bedeutung für den Vollzug der Regenerationsvorgänge zuzuschreiben und ihr Fehlen in einigen Körperregionen, wie auch an den Tentakeln wäre geradezu die Ursache der Regenerationsunfähigkeit dieser Teile. Daß in diesen Zellen eine Quelle bildungsfähigen Materials vorhanden ist, läßt sich kaum bezweifeln und wurde auch schon von M. Nussbaum (1887) angenommen.

Eine von der Embryonalentwicklung recht abweichende Bildung soll das „ektodermale Schlundrohr" bei der Regeneration kleiner von der Basis abgeschnittener Stücke der Seerose *Sagartia luciae* zeigen, indem es nicht, wie zu erwarten war, vom äußeren Blatt, sondern vom Entoderm (in Form einer sich erst später mit dem Ektoderm in Verbindung setzenden becherförmigen Ausstülpung des Entoderms) geliefert wird, wie A. P. Hazen schon vor längerer Zeit beobachtete und L. Faurot (1903) bestätigte.

Auch aus Carlgrens ungefähr zur selben Zeit angestellten Untersuchungen scheint eine derartige Bildung vom inneren Blatt hervorzugehen, aber außerdem besteht die Möglichkeit der Entstehung des Schlundrohrs durch eine ektodermale Einstülpung. Der letzteren Meinung ist auch Hausding (1914), nach dessen Darstellung sich die Wunde schließt und nachher die Anlage des Schlundrohrs als unverkennbare Einsenkung von außen auftritt. Offenbar ist die Beurteilung der dabei stattfindenden Bildungsvorgänge durch die Septenverschiebung bei der Regulation und andere Umgestaltungsvorgänge an den Teilstücken ungemein erschwert.

Einen ähnlichen Vorgang wie den vorher von *Hydra* erwähnten ist man auch für die Neubildung des Körperepithels bei den Planarien anzunehmen geneigt, indem dieses nicht ausschließlich durch Ausbreitung der Epithelzellen vom Wundrand her, sondern auch unter Einschieben der darunter liegenden Parenchymzellen entstehen soll (O. Bartsch 1923, man vgl. hierzu auch S. 235).

Übrigens erscheint es nach der von den Autoren gegebenen Darstellung nicht ausgeschlossen, daß schon bei der Embryonalentwicklung ein Einwandern tiefer gelegener Bildungszellen (ektodermaler oder mesodermaler Herkunft?) in das sich erst herausbildende Körperepithel erfolgt. Freilich sind diese Vorgänge so wie die bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung und Regeneration schwer zu beurteilen.

Dem Parenchym, d. h. dem Bildungsgewebe des Turbellarienregenerats, wird überhaupt eine große Entwicklungsfähigkeit zugeschrieben, wonach so ziemlich alles aus ihm hervorgehen kann. Damit berühren wir eine Frage von allgemeiner Bedeutung, die allerdings heute nicht mehr die gleiche Wichtigkeit besitzt wie früher, nämlich inwieweit die bei der Regeneration sich abspielenden Entwicklungsvorgänge zumal hinsichtlich der Herkunft des Materials mit den entsprechenden Vorgängen bei der Embryonalentwicklung übereinstimmen oder von ihnen abweichen. Zur Zeit, als die Keimblätterlehre von ganz allgemeiner Geltung erschien und jede anscheinende oder tatsächliche Abweichung von ihr mit großem Mißtrauen angesehen wurde, waren diese Einzelerscheinungen gewiß von größerer Bedeutung, aber auch jetzt ist ihnen eine solche nicht abzusprechen, wie überdies aus der eingehenden Behandlung zu entnehmen ist, die man ihnen angedeihen läßt. Die Abweichung von der Embryonalentwicklung bleibt auch dann bestehen, wenn man die Keimblätter als eine Anzahl einzelner Organanlagen betrachtet, wie es von seiten Meisenheimers und anderer Vertreter der vergleichenden Entwicklungsgeschichte geschah und neuerdings auf Grund experimenteller Forschungen von neuem betont wird (Mangold 1925).

Als ein geeignetes Beispiel, um die von der Embryonalentwicklung abweichende Bildung eines Organs zu erläutern, diente diejenige des Pharynx bei der Regeneration oder vielmehr bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der rhabdocölen Turbellarien. Ontogenetisch entsteht er als Einsenkung bzw. Verdickung des Ektoderms (v. Wagner, Breslau), während der bei der Teilung sich regenerierende Pharynx aus einer Anhäufung der mesenchymatischen Parenchymzellen hervorgeht. Die gleiche Bildungsweise zeigt auch der Pharynx der Planarien.

Bei den Rhabdocölen tritt der Unterschied zwischen Embryonalentwicklung und Regeneration nach den von den genannten Autoren gegebenen Abbildungen recht deutlich hervor; bei den Planarien hingegen ist dies schon deshalb weniger der Fall, weil sie einen hinfälligen Embryonalpharynx besitzen, der in einer folgenden Entwicklungsperiode durch eine dem mesenchymatischen Bildungsgewebe entstammenden endgiltigen Pharynx ersetzt wird. Wenn also bei der Planarienregeneration der Pharynx vom Mesoderm geliefert wird, wie die älteren und neueren Untersuchungen erkennen lassen, so ist da kaum mehr ein wesentlicher Unterschied vorhanden. Es scheint, als ob gewisse Partien, so die innere epitheliale Auskleidung des embryonalen Pharynx ektodermaler Herkunft wäre, doch sind die Schichten schon in der Embryonalentwicklung schwerer auseinderzuhalten und in ihrer Zugehörigkeit zum äußeren oder inneren Keimblatt kaum mit Sicherheit festzustellen. Genaueres hierüber ist den auf die Embryonalentwicklung und

Regeneration der Planarien bezüglichen Arbeiten von Matthiesen, Fulinski, Bardeen, Stevens, Thacher, Curtis, Steinmann, P. Lang, O. Bartsch (1923), sowie der Darstellung in Bronns Klass. u. Ordn. des Tierreichs zu entnehmen (v. Graff, v. Wagner, Böhmig, Steinmann).

Nach den ziemlich übereinstimmenden Angaben der genannten Autoren wird auch die Neubildung der bei der Regeneration der Planarien zu ergänzenden Darmteile von den Parenchym- bzw. Regenerationszellen besorgt. Diese legen sich in ziemlicher Masse dem verletzten Darmabschnitt an, worauf unter fortgesetzter Einschiebung neuer Zellen aus dem umgebenden Bildungsgewebe die Aushöhlung der neuen Anlage und die Verbindung ihres Hohlraumes mit der Darmhöhle, sowie eine regelmäßigere Anordnung der Zellen und ihre Abgrenzung gegen das Parenchym erfolgt. Damit sind die neuen Teile den alten angegliedert und erscheinen als deren Fortsetzung. Auf die sich durch Auftreten von Zellteilungen äußernde Beteiligung der alten Partien wird wenig Gewicht gelegt und sie wird nicht einmal für besonders wahrscheinlich gehalten. Der ursprünglich entodermale Mitteldarm wird danach unbedenklich vom Parenchym aus ersetzt, wenn nicht vielleicht gar bei seiner eigenen Entwicklung Bildungselemente der Umgebung teilnehmen, die man nach der früheren Anschauung als mesodermal bezeichnet hätte.

Daß die Muskulatur und der Kopulationsapparat bei der Regeneration der Planarien auf das Bildungsgewebe zurückgeführt wird, erscheint naheliegend, weniger hingegen für das Nervensystem, doch wird auch dessen Neubildung dem Parenchym zugeschrieben (Flexner, Stevens, P. Lang). Indem sich an die Nervenstümpfe Parenchymzellen in gerader Linie reihenweise anfügen, setzen sich die Nerven in den regenerierten Teil des Körpers fort; Ganglien entstehen aus Anhäufungen von Bildungszellen und auf diese Weise kommen die neuen Gehirnganglien am Vorderende des Kopfregenerats zustande. Selbst die Augen sollen sich von solchen Bildungszellen herleiten, da sie ziemlich in der Tiefe, umgeben von derartigem Material entstehen. So sieht man also Organe, die in der Embryonalentwicklung stets ektodermalen Ursprungs sind, von dem sogen. Parenchym, d. h. jenem Bildungsmaterial geliefert werden.

2. Herkunft des Bildungsmaterials bei der Organerneuerung der Nemertinen

Von den Nemertinen wurde schon früher (Kap. 5 S. 177) berichtet, daß kleine, zwischen Gehirn und Mundöffnung herausge-

schnittene Stücke (Fig. 130 S. 178) sich zu ergänzen und die fehlenden Organe neu zu bilden vermögen. Da in solchen Teilstücken vom Darm nichts vorhanden ist, muß er notwendiger Weise von anderer Herkunft als bei der Embryonalentwicklung sein. Bei dieser bzw. in ihrer Fortsetzung während der Metamorphose entsteht der Darmkanal in der bekannten Weise als Vorderdarm durch eine ektodermale, von dem größtenteils geschlossenen Blastoporus ausgehende Einsenkung und als umfangreicher Mitteldarm vom Entoderm. Bei der Regeneration hingegen wird der Darm von der Wand des Rhynchocöloms unter Beteiligung von Wanderzellen geliefert, die aus dem umgebenden Parenchym stammen (Nusbaum und Oxner, Dawydoff). Das sind unzweifelhafte Bestandteile des mittleren Keimblattes, gleichviel ob man sie für mesodermale Epithelien, Mesenchym- oder Bildungszellen indifferenter Natur erklärt, die zwischen jenen Gewebsteilen enthalten waren. Die Abweichung der regenerativen von den embryonalen Bildungsvorgängen im Hinblick auf die Keimblätterlehre ist hier eine sehr große. Als bemerkenswert sei dagegen hervorgehoben, daß die Neubildung der Gehirnganglien von dem oberflächlichen Epithel des Regenerats und somit in einer der Embryonalentwicklung entsprechenden Weise erfolgt, wobei freilich vorausgesetzt wird, daß dieses Oberflächenepithel ektodermalen Ursprungs ist.

Die von den genannten und anderen Autoren betonte Übereinstimmung oder weitgehende Abweichung von der Embryonalentwicklung ist je nach dem Standpunkt recht verschieden beurteilt worden. Hinsichtlich der Neubildung des Gehirns kommt es sehr darauf an, in welchem Zusammenhang das Deckepithel des Regenerats mit dem unter ihm liegenden Gewebe steht, d. h. ob es gleichen Ursprungs oder von ihm verschieden, nämlich „ektodermaler Herkunft" ist. Die letztere Möglichkeit besteht überdies noch für die mesenchymatischen Bildungselemente.

So eingehende Beobachter der regenerativen und embryonalen Entwicklungsvorgänge wie Nusbaum und Oxner finden trotz der oben erwähnten starken Abweichungen, daß in der Hauptsache die neuen Gewebe des Regenerats aus den entsprechenden Geweben der alten Körperteile hervorgehen. Sie wollen auch in dieser Beziehung die alte Keimblätterlehre nach Möglichkeit aufrecht erhalten. Gewiß kann man sich damit helfen, daß man den betreffenden Teilen der Keimblätter mit Driesch (neben ihrer bestimmten prospektiven Bedeutung) noch eine andersartige, prospektive Potenz zuschreibt und dementsprechend aus den mesodermalen Bestandteilen des Nemertinenkörpers verschiedene andere Gewebe herleitet; mir erscheint es fraglich, ob damit irgend etwas gewonnen ist.

3. Neubildung von Organen und Neoblasten bei den Anneliden

Im Mittelpunkt der bisher zu behandelnden Vorgänge steht die Neubildung des Darmkanals. Dem entodermalen Mitteldarm ist

man von vornherein am wenigsten geneigt, einen Ersatz durch andersartige Elemente oder auch seinerseits eine besondere Bildungsfähigkeit zuzuschreiben, etwa nach der Richtung, daß er aus sich heraus andere Teile zu liefern vermöchte. Ist dennoch beides möglich, so bietet er ein besonders geeignetes Beispiel für die hier anzustellenden Betrachtungen. Einen Ersatz von Teilen des Mitteldarms oder eine gänzliche Neubildung aus andersartigen Gewebsteilen lernten wir bereits bei den Turbellarien und Nemertinen kennen. Ähnliche Angaben liegen auch für die Anneliden vor und überdies kann sich die Neubildung des Darmes auf eine mit der Embryonalentwicklung nicht übereinstimmende Weise vollziehen.

Schon seit langer Zeit sind in Verbindung mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung und den damit im Zusammenhang stehenden Regenerationsprozessen bei den Anneliden, besonders bei den limikolen Oligochaeten auffallend große Zellen beobachtet worden. Sie fielen bereits Semper (1876) auf und wurden von ihm wie von späteren Autoren auf verschiedene Weise gedeutet, von Randolph (1892) in sehr treffender Weise als Neoblasten bezeichnet. Es sind Zellen, die sich durch ihre Struktur und Größe von den übrigen Zellen auszeichnen; sie finden sich in verschiedener Anordnung und Lage sowohl in den einzelnen Körperregionen (Vorder- und Hinterende), wie auch bei den einzelnen Arten. Allerdings ist dabei anzunehmen, daß sie an gewissen Stellen aufgesucht, an anderen vielleicht übersehen wurden. Offenbar haben sie eine weite Verbreitung im Körper, können vorn und hinten, wie auch in der Körpermitte vorhanden sein und wohl mit Vorliebe der ventrolateralen Region angehören. Semper fand diese „Chordazellen" bei *Naïs* und *Chaetogaster* in durchgehender Erstreckung beiderseits vom Bauchmark und Randolph schrieb ihnen eine ähnliche Lage an der freien Seite der Längsmuskeln zu. Nach Krecker (1910 und 1923) liegen sie bei *Limnodrilus* und *Tubifex* an der Hinterseite der Dissepimente unverletzter Würmer, welche Lage sie beim Verlust von Körperteilen und der infolgedessen beginnenden Reparationsprozesse aufgeben müssen.

Bei Individuen von *Aeolosoma*, die sich seit etwa drei Tagen in Regeneration befinden, bilden die Neoblasten nach Hämmerlings Beobachtung eine Kette großer Zellen, die im Vorderkörper beginnend an der Bauchseite nach hinten verläuft, wo die Zellen eine starke Anhäufung zeigen und von hier bis an den After in enger Verbindung mit dem Körperepithel stehen (Fig. 177). Nach Hämmerlings

Darstellung treten sie in dieses ein, d. h. sie teilen sich hier wiederholt, wodurch sie kleiner werden und sowohl in Größe, Form und Struktur wie in Anordnung den Charakter von Epithelzellen annehmen. So haben also die Neoblasten nach dieser Auffassung sowohl bei der Regeneration wie bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung die Lieferung des Epithels zu besorgen, an welcher das alte Epithel nicht beteiligt ist. Sie werden überhaupt als ungemein bildungsfähig angesehen, indem sie außer dem Körperepithel auch Bindegewebe, Teile der Nephridien, den Pharynx und Mitteldarm neu zu bilden haben, während die Borstensäcke, Ringsmuskeln und das Gehirn durch „Umdifferenzierung von Epidermispartien" entstehen.

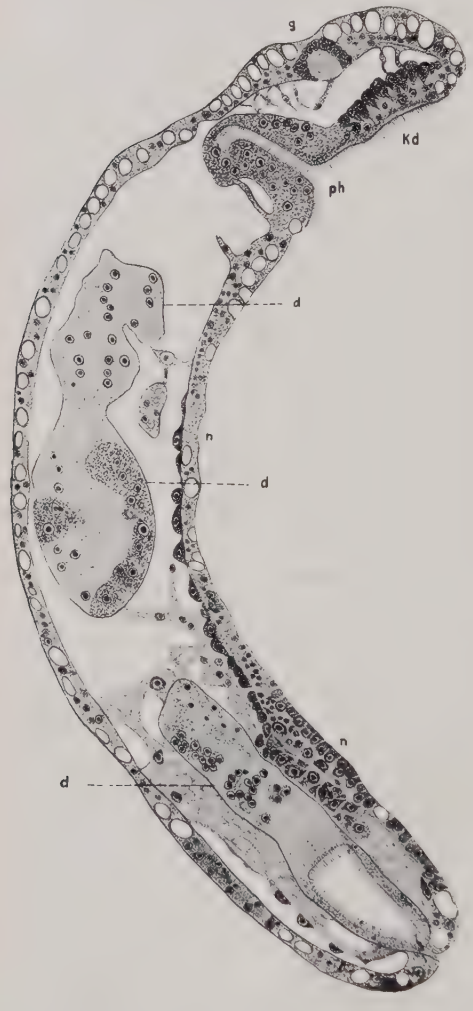


Fig. 177. Sagittalschnitt eines am dritten Tage in Regeneration begriffenen *Aeolosoma*, um die Verteilung der Neoblasten (*n*) zu zeigen, ebensolche in der Wand des Darms (*d*), vor dem Pharynx (*ph*), Kopfdrüsen (*kd*), *g* Gehirn (nach J. Hämmerling 1924)

Bilder, wie die von Hämmerling für die Einwanderung der Neoblasten gegebenen, finden sich auch bei früheren Autoren, die sich mit der Regeneration bei den Anneliden beschäftigten (v. Wagner, Makaroff, Iwanow, Abel, Krecker u. a.), nur wurden sie zumeist als Zellvermehrung und Epithelwucherungen gedeutet, die zur Auswanderung von Zellmaterial aus dem Körperepithel führten und auf diesem Wege zur Neubildung von Organen (Nervengewebe, Muskulatur usw.) beitrugen. Die Deutung der Bilder war also die umgekehrte, nicht Einwanderung sondern Auswanderung von Zellen. Hier steht also Ansicht gegen Ansicht. Die

Deutung der Bilder ist nicht leicht, und ob es sich tatsächlich um eine so überwiegende Bedeutung jener indifferenten Elemente (Neoblasten) bei der Neubildung von Geweben und Organen handelt, werden erst spätere Untersuchungen zeigen.

Die Anteilnahme der Neoblasten an der Bildung des Darms soll sich ebenfalls auf die Weise vollziehen, daß sich während des Verlaufs der Regeneration bzw. ungeschlechtlichen Fortpflanzung Neoblastenkomplexe der Darmwand anlegen, um dann in erheblicher Zahl einzuwandern. Dadurch würde auch in diesem Fall die Erneuerung und Ergänzung des Epithels erfolgen (Hämmerling). Der Vorgang erinnert an die Neubildung des Darms aus indifferenten Elementen des Parenchyms bei den Turbellarien und verliert dadurch von dem Überraschenden, das er zunächst an sich hat. Bisher

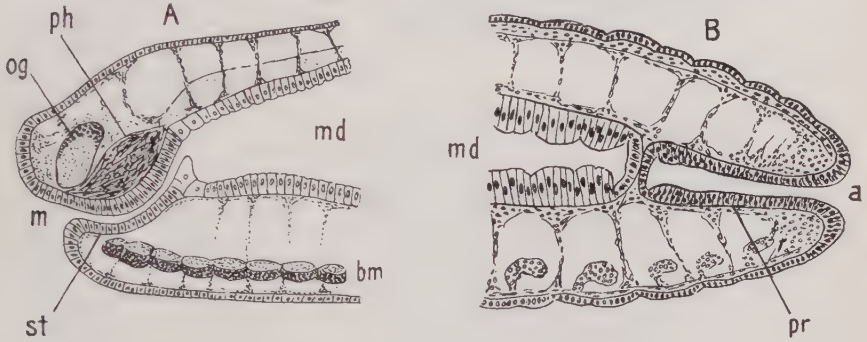


Fig. 178. Vorderende (*A*) und Hinterende (*B*) eines Embryos von *Lumbricus*, *a* After (mit Proktodaeum *pr*), *m* Mund mit Stomodaeum (*st*), Pharynx (*ph*) und Mitteldarm (*md*), *bm* Bauchmark, *og* oberes Schlundganglion (nach R. W. Hoffmann)

wurde die Neubildung der fehlenden Darmabschnitte von den zahlreichen Autoren, die sich damit beschäftigten, allerdings anders dargestellt. Dabei handelte es sich besonders um die Neubildung des Vorder- und Enddarms im Hinblick auf die Abweichungen von der Embryonalentwicklung.

Bei *Aeolosoma* entsteht die (paarige) Anlage des Pharynx nach Hämmerling aus der doppelten Neoblasten-Anhäufung am Vorderende des Darms, indem je eine Höhlung darin auftritt, diese sich vergrößert und die dadurch entstehenden Epithelsäckchen sowohl mit dem Körperepithel wie mit dem Mitteldarm in Verbindung treten. Durch Verschmelzung der beiden Anlagen wird der ursprünglich doppelte zu dem einfachen Pharynx. Wie bezüglich der Neoblasteneinwanderung in das Epithel ist Hämmerling geneigt, auch die für die Neubildung gemachten Angaben der früheren Autoren in seinem

Sinn zu deuten. So viel ist aus diesen jedenfalls zu entnehmen, daß die Neubildung des Vorderdarms bei den einzelnen Arten nicht in übereinstimmender Weise verläuft.

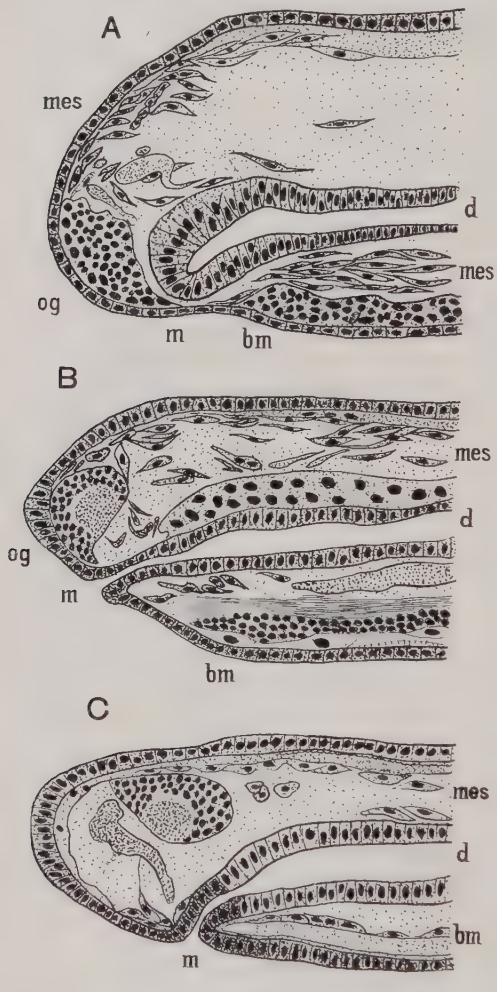


Fig. 179. Regenerierendes Vorderende von *Tubifex A*, Darm *(d)* dem Körperepithel genähert, *B* mit einer ganz geringen, *C* mit einer etwas umfangreicheren Epitheleinsenkung verschmolzen (Mundbildung *m*), davor in *A* die Ektodermverdickung als Anlage des oberen Schlundganglions (*og*), dahinter die Bildung des Bauchmarks (*bm*), *mes* Mesoderm (Bindegewebs- und Muskelzellen) (nach F. H. Kreckfr)

In der Embryonalentwicklung entsteht der Pharynx der Anneliden speziell Oligochaeten in Form einer Ektodermeinsenkung, ebenso wie dasselbe auch für den Enddarm gilt (Fig. 178). Nach Verlust des Vorder- oder Hinterendes pflegt sich die Neubildung nicht als ektodermales Stomodaeum und Proktodaeum zu vollziehen. Wohl kann am Vorder- wie am Hinterende eine Ektodermeinsenkung als Mund- oder Afteranlage auftreten (Fig. 179), doch ist sie nur unbedeutend und mit den entsprechenden Gebilden in der Embryonalentwicklung nicht zu vergleichen (Fig. 178 und 179). Überdies braucht sie auch gar nicht vorhanden zu sein, sondern der nach vorn oder hinten auswachsende Mitteldarm kann direkt mit dem Körperepithel oder auch mit einer ganz leichten Eindellung desselben zur Bildung des Mundes oder Afters verschmelzen (Fig. 180 und 181).

Wie man sieht, ist es also der Mitteldarm, von

welchem in dem bei weitem größeren Umfang die Neubildung der verlorenen Darmabschnitte (im Gegensatz zur Embryonalentwicklung) ausgeht. Wenn der Darm durchschnitten ist, schließt er sich zunächst durch Aneinanderlegen der Wundränder und deren Verwachsung. Sowohl am Vorder- wie am Hinterende des Mitteldarms beobachtete Iwanow zahlreiche Mitosen im Epithel. Die Zellvermehrung befördert das nunmehr beginnende Auswachsen des Darmes nach vorn oder hinten; wenn es vollzogen ist läßt die Zellvermehrung nach, die Mitosen verschwinden. Die Verschmelzung mit dem Epithel tritt ein und der in seinen epithelialen Teilen nunmehr entodermale Pharynx erlangt den ziemlich komplizierten Bau besonders durch die Ausbildung der Muskulatur (Fig. 181), die gewiß mesodermalen Ursprungs ist und in der Hauptsache von der alten Darmmuskulatur herrühren dürfte (Krecker 1910).

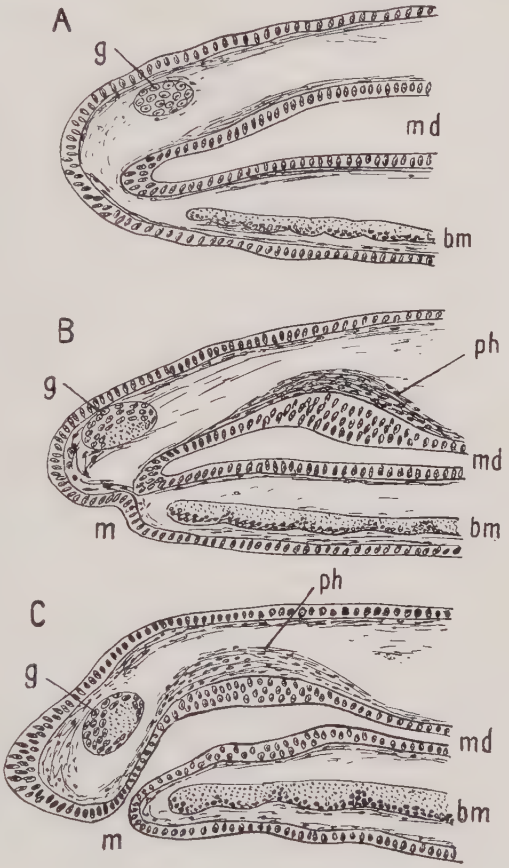


Fig. 180. Neubildung des Vorderdarms bei der Kopfregeneration eines limikolen Oligochaeten; *A* Auswachsen des Mitteldarms (*md*) nach vorn, *B* Mundbildung, *C* erfolgte Verlötung, *bm* Bauchmark, *g* Gehirn, *ph* Pharynx

Die von den zahlreichen mit der Darmregeneration der Anneliden beschäftigten Autoren gegebene Darstellung fügt sich im ganzen in das hier freilich nur in den Hauptzügen entworfene Bild ein (Randolph, F. v. Wagner, Rievel, Hepke, Haase, Hescheler, Michel, E. Schultz, Abel, Nusbaum, Iwanow, Menzi, Krecker, Peters). Unter ihnen bestehende Meinungsverschiedenheiten erklären sich zum Teil daraus, daß die Vorgänge selbst bei ein und derselben Art nicht in derselben Weise

verlaufen, so kann die Bildung des Enddarms mit Hilfe einer kleinen Ektodermeinsenkung, aber auch durch direktes Verschmelzen von Mitteldarm- und Körperepithel und sogar dadurch erfolgen, daß sich beim Durchschneiden des Hinterendes die Körper- und Darmepithelschicht aneinanderlegen und infolgedessen eine Öff-

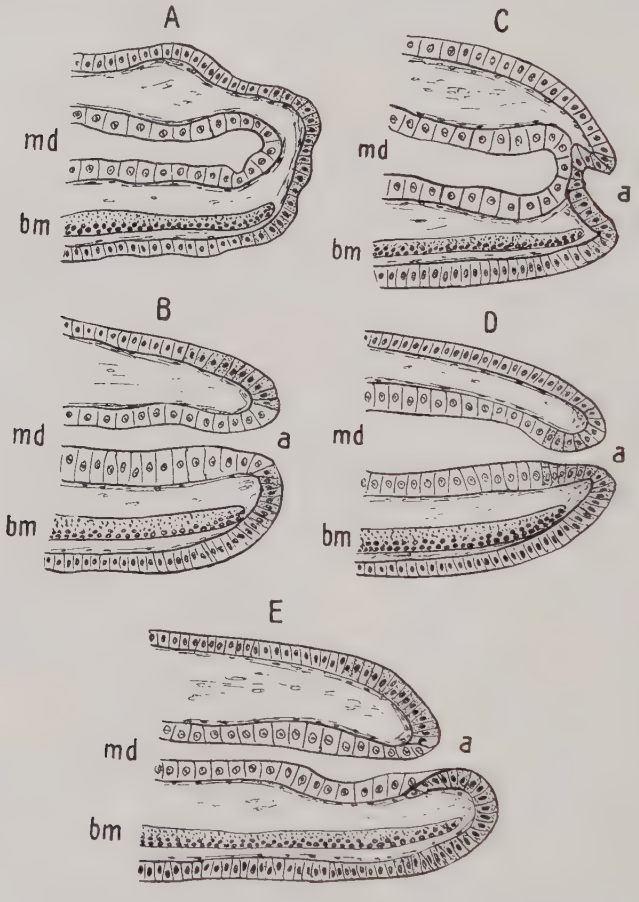


Fig. 181. Neubildung des Enddarms bei der Regeneration des Schwanzendes eines limikolen Oligochaeten (in der Hauptsache nach M. Abel). *A* Körperwand und Darm geschlossen, *B* Verschmelzung und Durchbruch, *C* und *D* Proktodaeum, Verschmelzung und Durchbruch, *E* Afterbildung durch direkte Verlötung ohne Schluß der Öffnung; *a* After, *bm* Bauchmark, *md* Mitteldarm

nung von Anfang an bestehen bleibt (Fig. 181). Die Methoden für die Neubildung sind demnach recht verschiedener Art. Das geht auch aus den von N. Peters (1923) für die Regeneration des Vorder- und Enddarms bei der natürlichen und künstlichen Teilung des *Ctenodrilus serratus* gemachten Angaben hervor. Je nach der Körpergegend, aus der die Teilstücke stammen und dem Vorhandensein ektodermaler oder entodermaler Darmteile in ihnen erfolgt die Neubildung des Vorder-

und Enddarms durch direktes Verschmelzen des auswachsenden Mittel- oder Enddarms mit dem Körperepithel, wie auch unter Bildung einer mehr oder weniger umfangreichen Epitheleinsenkung (Stomodaeum oder Proktodaeum). Die der Embryonalentwicklung eigentümliche Bildung des Vorder- und Enddarms wird hier sogar bevorzugt und wenn diese Darmabschnitte zuerst vom Mitteldarm geliefert wurden, so kann ihre nachherige Umbildung zu entsprechenden Darmteilen unter nachträglichem Auftreten der Epitheleinsenkung und deren Vereinigung mit dem nunmehrigen Mitteldarm erfolgen. Die Ausbildung der betr. Darmabschnitte war also nur eine einstweilige, um durch die endgiltige ersetzt zu werden.

Wo indifferente Bildungszellen vorhanden sind, wird sich leicht eine Verschiedenheit der Auffassung ergeben, inwieweit diese oder die alten Zellenelemente an der Neubildung der Organe beteiligt sind. Einen Differenzpunkt bildet die Zurückführung der die Leibeshöhle umgebenden, vom embryologischen Standpunkt gewöhnlich als mesodermal bezeichneten Organe: Cölomepithel, Dissepimente, Bindegewebe (Mesenchym), Muskulatur, wie auch die Blutgefäße und Nephridien. An der Bildung der letzteren sind nach Hämmerling die Neoblasten beteiligt, wie sie auch das Bindegewebe zu liefern hatten. Die Ringsmuskeln läßt auch er durch Zellenauswanderung aus dem Körperepithel entstehen. Man hat sie schon früher davon hergeleitet (Hepke, Abel, Nusbaum), während die Längsmuskeln von den sogenannten Mesodermplatten herrühren, die aber ihrerseits wieder ektodermalen Ursprungs sind (Abel, Nusbaum, Iwanow u. a.). Bei dem gleichartigen, den Regenerationskegel erfüllenden Gewebe, aus dem jene Organe hervorgehen, ist es schwer, die Herkunft mit einiger Sicherheit festzustellen, welche Frage bereits im vorhergehenden Kapitel im Hinblick auf ganz verschiedene Tierformen mehrfach zu berühren war.

Organen, die wie die Borstensäcke in direkter Verbindung mit dem Körperepithel stehen, wird man von vornherein eine ektodermale Entstehung zuschreiben. Das gilt im ganzen auch von dem Zentralnervensystem, dessen Anlage (oberes Schlundganglion) schon früh als umfangreiche Epithelverdickung vor dem Mund auftritt wie diejenige des Bauchmarkes hinter ihm liegt (Fig. 179 *A*) und sich von hier aus weiter nach hinten erstreckt. Wird nur das Gehirn herausgenommen, wie dies bei den von Friedländer, Hübner, Nuzum und Rand (1925) ausgeführten Versuchen geschah, so ist die Entscheidung darüber, was etwa von den stehengebliebenen Teilen des Nervensystems, von Epidermisabkömmlingen oder von Bildungsgewebe geliefert wird, schwer zu treffen. Jede dieser Annahmen wird gemacht und von den beiden letztgenannten Autoren

wird überdies noch diejenige hinzugefügt, daß sich auch das bei der Operation verletzte Pharynxepithel durch Lieferung von Material an der Gehirnbildung beteilige. Begründet wird diese Auffassung damit, daß während des Neubildungsvorgangs ein ständiger Übergang zwischen Gehirnanlage und Pharynxepithel vorhanden, eine Abgrenzung beider jedenfalls nicht festzustellen sei. Sollte sich dies wider Erwarten bestätigen, so würde dadurch die Zahl derjenigen Fälle vermehrt, bei denen im Gegensatz zur Embryonalentwicklung das Bildungsmaterial daher genommen wird, wo es gerade zu finden ist.

Abgesehen von dem zuletzt erwähnten Verhalten stimmen die erwähnten Organe im ganzen noch ziemlich mit der Embryonalentwicklung überein. Das gilt auch für das Körperepithel, wenn es sich von dem alten Epithel herleitet, aber schon bei ihm kann eine Abänderung insofern auftreten, als über der Wundfläche eine mehrschichtige, verhältnismäßig dicke Zellenschicht entsteht, aus der sich erst mit der fortschreitenden Differenzierung der neu zu bildenden Organe auch das Körperepithel als oberflächliche Zellenlage abhebt, also auch hier schon ein Zusammenhang mit Bildungsgewebe, abgesehen von der oben erwähnten Zurückführung des Körperepithels auf die Tätigkeit der Neoblasten.

In der vorstehenden Darstellung von der Herkunft bestimmter Organe bei verschiedenen Tieren ist immer von den Beziehungen zu den Keimblättern und von der abweichenden Bildungsweise bei der Regeneration und Embryonalentwicklung die Rede gewesen. Einstweilen wird sich das kaum vermeiden lassen und soll auch gar nicht vermieden werden, denn auch dann, wenn von einzelnen Organanlagen gesprochen wird, in die sich die Keimblätter auflösten, erscheint eine Summe dieser Organanlagen dennoch als eine Einheit, die dem Begriff des Keimblattes entspricht. Nachzuweisen inwiefern bei den besprochenen und noch zu besprechenden Bildungsvorgängen, die sich als von der Keimblätterlehre abweichend zeigen, eine Verlagerung jener Organanlagen stattgefunden hat und in welcher Weise sich diese vollzog, ist die Aufgabe experimenteller Untersuchungen, wie sie von Spemann und anderen besonders mit Hilfe der Transplantationsmethode unternommen wurden und daher später noch zu behandeln sein werden (man vgl. auch S. 296 und Mangold 1925).

4. Die Neubildung des Vorderdarmes bei Phoronis

Wie bei den Anneliden auf verschiedene, wenn auch nicht im Vergleich mit der Embryonalentwicklung so abweichende Weise kann sich die Regeneration des Vorderdarms bei *Phoronis* vollziehen. Wurde das Tier so durchschnitten, daß der Oesophagus und ein Teil des Magens entfernt ist, (Fig. 116 S. 155), so entsteht ersterer als ektodermale Einstülpung, die sich wie in der Embryonalentwicklung mit dem Mitteldarm vereinigt. Bleibt jedoch beim Durchschneiden ein Teil des Oesophagus zurück, so geht die Neubildung von diesem aus und die Verbindung wird durch Verschmelzen mit der Körperwand hergestellt. Aber auch noch auf eine dritte Art kann die Neubildung und zwar dann erfolgen, wenn das nach der Verwundung sich schließende Körperepithel in das Ende des durchschnittenen Vormagens eingeklemmt und dadurch die normale Verwachsung gehindert wird, wie dies nach E. Schultz' Beobachtung gelegentlich vorkommt. Dann entsteht weiter vom apikalen Körperende entfernt ein Stomodaeum, welches aber nicht wie gewöhnlich auf das Ende des Vormagens zuwächst, sondern erst weiter unten auf ihn stößt und von der Seite durchbricht. Das Bildungsmaterial muß in diesen Fällen von verschiedenen Stellen genommen werden und das Endziel wird (im Sinn von Driesch äquifinaler Regulation) auf verschiedene Weise erreicht.

5. Abweichende Herkunft des Regenerationsmaterials bei anderen Tieren

Unstimmigkeiten in der Herkunft des Regenerationsmaterials werden auch sonst gefunden; einige davon seien hier noch genannt. Es war vorher (S. 272ff.) von der Neubildung der Muskeln bei der Regeneration und davon die Rede, daß sie im allgemeinen von den noch vorhandenen Teilen ausgeht, daß dies jedoch nicht immer der Fall zu sein braucht. Abgesehen davon, daß unter Umständen die Wiederherstellung der Muskulatur zumal beim Entfernen umfangreicher Körperteile nur unter Beteiligung des Bildungsgewebes möglich ist, kann sie anscheinend auch auf eine Weise erfolgen, die von der gewöhnlichen Bildung stark abweicht. Während sie sonst von dem mesodermalen Bildungsmaterial herrührt, wird für die Regeneration der Muskeln entfernter Krebsextremitäten mit großer Sicherheit angegeben, daß sie durch Wucherung des ektodermalen Epithels entständen (vgl. Kap. 9 S. 273).

Schon früher wurde Przibrams radikaler Versuch erwähnt, bei

dem an Individuen von *Antedon* nicht nur die Scheibe völlig entfernt, sondern auch noch der Kelchboden ausgekratzt wurde und dennoch die Regeneration erfolgte, d. h. doch offenbar die Scheibe mit den zugehörigen Organen neugebildet wurde. Das konnte gewiß nur dadurch geschehen, daß ganz andersartige Teile als die verlorenen das Material zu ihrer Neubildung lieferten.

Ganz anderer Art und geradezu umwälzender Natur sind die von den Ascidien bekannten Regenerationsvorgänge. Zunächst sei nur die verhältnismäßig einfach verlaufende Neubildung des Gehirnganglions von *Ciona intestinalis* nach seiner völligen Entfernung erwähnt, wie sie von J. Löb, Mingazzini und L. Schultze festgestellt wurde. Das ziemlich oberflächlich zwischen Mund- und Analsipho gelegene, schon äußerlich wahrnehmbare Ganglion läßt sich unschwer entfernen. Bei der darauf eintretenden Wundheilung ist ein buccosiphonaler, ein branchio-peribranchialer und ein kloakalsiphonaler Wundsaum zu unterscheiden (L. Schultze). Zwischen diesen Teilen tritt eine Verwachsung und durch ihr Verwachsen ein zunächst irisartiger Wundsaum, sowie später dessen Verschluß ein. An der so entstandenen „Regenerationsmembran" zeigt sich eine Epithelwucherung, die das neue Ganglion zu liefern hat. Das Bildungsmaterial rührt zwar von verschiedenen Teilen her, ist aber immerhin ektodermaler Herkunft, so daß das Ganglion bei der Regeneration wie in der Embryonalentwicklung vom äußeren Blatt aus entsteht.

Weit schwieriger zu beurteilen sind die beim Durchschneiden ganzer Tiere sich vollziehenden Regenerationsvorgänge (Kap. 5 S. 140). Hier findet nach Drieschs' bekannten, später verschiedentlich nachgeprüften Untersuchungen (E. Schultz, Hirschler, Schaxel) bei *Clavelina* ein weitgehender Ersatz von Teilen statt, die völlig andersartig sind als diejenigen, von denen die Reparation ausgeht, also z. B. der Kiemenkorb mit allen Bestandteilen des vorderen Abschnittes (Kiemenspalten, Siphonen, Ganglien usw.) vom Eingeweidesack aus (Fig. 105 S. 140). Insofern dabei tief eingreifende Veränderungen der Organisation durch Reduktion und damit in Verbindung stehende Vorgänge eintreten, sollen diese Erscheinungen erst später behandelt werden (Kap. 13 S. 368).

6. Verschiedenartige Lieferung des Regenerationsmaterials bei Wirbeltieren

Extremitäten

Selbst bei den hochstehenden und weit differenzierten Wirbeltieren findet man die Lieferung von Bildungsmaterial aus gänzlich

ungleichartigen Teilen. Man wird sie am ersten bei den niederen Wirbeltieren erwarten, zumal bei den im bezug auf Regenerationsvorgänge besonders bildungsfähigen Amphibien. Daß bei ihnen die Gliedmaßen und zwar auch im ausgebildeten Zustand noch regenerationsfähig sind, wurde schon früher besprochen (Kap. 5 S. 129ff.). Sie kommen mit allen ihnen zugehörigen Teilen zur Ausbildung, doch galt es als wahrscheinlich, daß auch bei diesen tief eingreifenden Neubildungsvorgängen im allgemeinen gleiches von gleichem gebildet würde. Die Knochen als wesentliche Teile der Extremitäten sollten nur dann neugebildet werden, wenn noch vorhandene Teile von ihnen dazu Veranlassung geben konnten. Sorgfältig ohne Verletzung der übrigen Skeletteile entfernte Knochen sollten jedoch nicht ersetzt werden.

Obwohl recht eingehende Untersuchungen die letztere Annahme zu bestätigen schienen (Philippeaux, Wendelstadt), wurde später durch C. Fritsch (1911) gezeigt, daß auch nach dem Entfernen des ganzen Gliedmaßenskeletts mitsamt dem Schulterblatt die betreffende Extremität mit allen ihren Bestandteilen neu gebildet wird. Zu dem gleichen Ergebnis gelangte O. Kurz (1912), indem er nachwies, daß Arm und Bein auch nach Entfernung von Schulterblatt und Becken regeneriert werden. Daß der Ersatz nicht von der anderen Beckenhälfte geschieht, wurde durch Entfernen beider Beine mit dem ganzen Becken bewiesen. Die von Kurz an *Triton*, von Fritsch auch an *Salamandra* ausgeführten Versuche wurden am *Axolotl* durch Schaxel (1921) bestätigt, der ebenfalls den gesamten Schulter- wie Beckengürtel entfernte und daraufhin die Regeneration des vollständigen Armes und Beines mit den zugehörigen, wenn auch nicht tadellos ausgestatteten Skeletteilen beobachtete.

Das gleiche gilt für die besonders mit Rücksicht auf diese Frage und deshalb in etwas anderer Anordnung unternommenen Versuche von P. Weiss (1922 und 1925) an *Triton*. Hier wurde entweder nur der Oberarmknochen oder (zur Entkräftung etwaiger Einwände) auch der Schultergürtel herausgenommen und dann der Unterarm oberhalb des Ellbogengelenks abgeschnitten. In beiden Fällen erfolgte die Neubildung des Unterarms und der Hand mit Radius, Ulna und Handknochen (Fig. 181a), so daß deren Ausgehen von vorhandenen Teilen nicht in Frage kommen kann, sondern dem Blastem zuzuschreiben ist.

Nach ähnlicher Richtung bewegen sich die ausgedehnten und mannigfach abgeänderten Versuche von Bischler und Guyénot (1923

bis 1925). Vorwiegend galten sie ebenfalls der Frage, wie die Gliedmaßenregeneration nach Entfernen der Skeletteile verläuft. Zu ihrer Entscheidung wurden unter erheblicher Variation der Versuchsanordnung proximale und distale Teile sowohl der vorderen wie hinteren Extremitäten bei Tritonen entfernt. Es zeigte sich auch hier, daß durch Entfernen der Knochenteile die Regeneration nicht gehindert wird. Wurde z. B. das Schulterskelett herausgenommen und der Arm abgeschnitten, so erfolgte dessen vollständige Wieder-

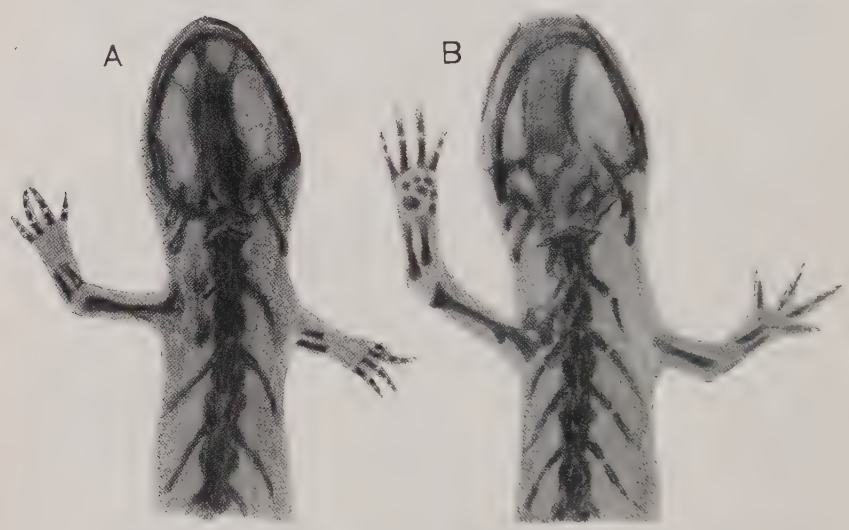


Fig. 181a. *Triton cristatus*, Röntgenbilder. Regeneration aus skelettlosem Arm, *A* Schulterblatt und Humerus entfernt, Amputation oberhalb des Ellenbogens, Arm und Hand mit Unterarmknochen und Phalangen regeneriert, Carpus noch knorplig, Radius und Ulna in den skelettlosen Oberarm verschoben; *B* Amputation an der Extremitätenbasis, Scapula und Proximalende des Humerus fehlen; der größte Teil des Oberarmknochens und die übrigen Skeletteile mit Unterarm und Hand neu gebildet (nach P. Weiss 1925)

herstellung, ohne daß die Scapula neu gebildet wurde. Das gleiche geschah, wenn auch der Humerus entfernt wurde. Im allgemeinen erfolgte normale Regeneration distal von der Gegend der Gliedmaßen, in welcher die Knochen herausgenommen wurden. Es können also Oberarm und Unterarm oder Oberschenkel- und Unterschenkelknochen entfernt und die distal davon gelegenen Teile mit Skelett, d. h. im ersteren Fall Unterarm bzw. Unterschenkel mit Hand und Fuß, im letzteren Fall (bei Wegnahme des Unterarm- bzw. Unterschenkelskeletts) Hand und Fuß mit den zugehörigen Knochen neu gebildet werden, obwohl die Regeneration der entnommenen bzw.

der proximalen Skeletteile ausbleibt. Also liegt es in der Natur der Sache, daß die Aussicht regeneriert zu werden, für die proximalen Teile immer mehr abnimmt, je weiter distalwärts amputiert wird. Das betrifft am meisten das Schulterblatt, wenn auch gerade diese Region der Ausgangspunkt für die Regeneration der ganzen Extremität ist, wie es in ungefähr entsprechender Weise für die Hintergliedmaße und das Becken gilt. Wie gesagt stimmen diese Ergebnisse im ganzen mit den von P. Weiss (1925) gewonnenen überein, wie auch Morrill (1918 bei *Diemyctylus*) eine unabhängige Bildung von Skeletteilen aus dem Blastem beobachtete.

Andererseits stellte Morrill gerade auch einen Zusammenhang der neu auftretenden mit den vorhandenen Skeletteilen fest, der sich je nach Ausführung der Operation verschieden gestaltete. Beim Entfernen bestimmter Knochen der hinteren Extremität, etwa der Fibula, erfolgte keine Neubildung, was jedoch nach Entfernen beider Unterschenkelknochen geschieht, ebenso wie bei Wegnahme der Fibula und des Fußes der letztere mit seinen Skeletteilen von dem distalen Ende des verbleibenden Unterschenkelknochens (der Tibia) aus neugebildet wird.

Offenbar liegen die Verhältnisse der Knochenregeneration bei den niederen Wirbeltieren so, daß beim Vorhandensein von Knochen die Regeneration von ihm aus erfolgt und zwar entweder direkt von den vorhandenen Teilen ausgehend oder unter ihrem bestimmenden Einfluß aus dem Bildungsmaterial, also bereits unter dessen Beteiligung. Dieses ist aber außerdem in der Lage, aus sich heraus Knochensubstanz zu liefern und die fehlenden Skeletteile neu zu bilden; im ersteren Fall eine abhängige, im letzteren eine Selbstdifferenzierung. Erst wurde gleiches aus gleichem gebildet und als sich diese nächstliegende und von vornherein gegebene Methode als nicht mehr möglich erwies, wurde ein anderer und zwar ein völlig neuer Weg zur Organbildung eingeschlagen.

Augen

Die Augen der niederen Wirbeltiere und zwar auch wieder der Schwanzlurche zeigen eine weitergehende Regenerationsfähigkeit, als man ihnen von vornherein zugetraut hätte. Bei den Anuren ist sie in Übereinstimmung mit den sonstigen an Fröschen gemachten Erfahrungen weniger ausgeprägt und bei den Fischen kaum entwickelt, so viel man bis jetzt davon weiß (Alberti 1922 und 1924, Woerdeman 1922, L. v. Ubisch 1923, F. Fuchs 1924). Sowohl bei den Anuren wie bei den Urodelen kann ein beträchtlicher Teil des Auges nach dessen Verlust neu gebildet werden (Colucci, Wachs, Schaxel, Fuchs). Besonders erfolgreich nach dieser Richtung waren

die von Wachs (1920) an Tritonen und von Schaxel (1921) am Axolotl ausgeführten Versuche, wie auch die an Kröten *(Alytes* und *Bufo)* mit Augenexstirpation angestellten Untersuchungen von F. Fuchs zum Teil eine Regeneration des Bulbus ergaben.

Wachs verfuhr in der Hauptsache so, daß er hinter dem Auge einschnitt, wobei die Cornea und auch die Haut in einer gewissen Entfernung von der Cornea unberührt blieb. Die äußeren bindegewebigen Schichten des Bulbus wurden

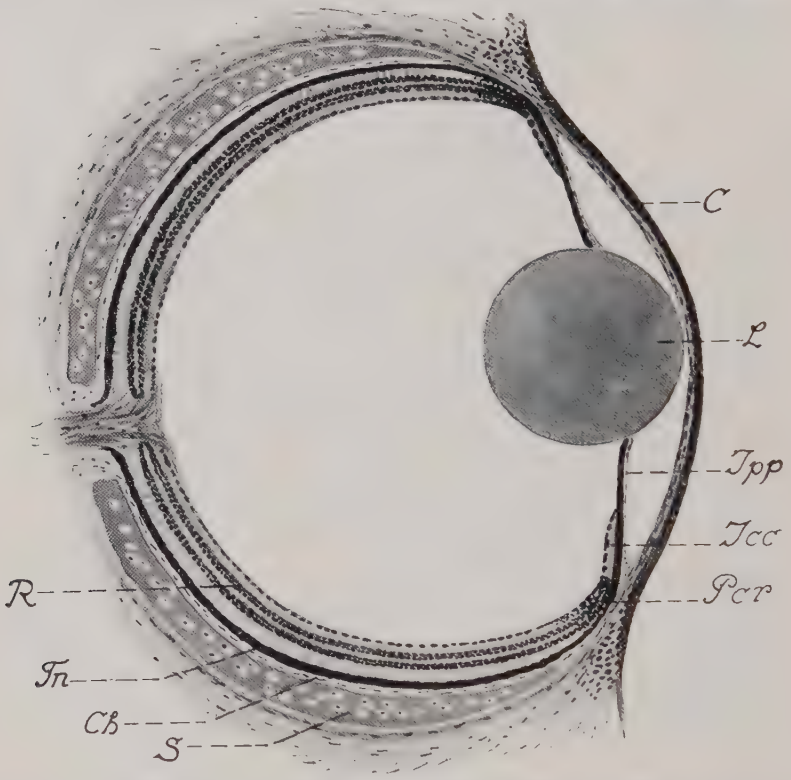


Fig. 182. Sagittalschnitt durch das rechte Auge des Axolotls. *C* Cornea, *Ch* Chorioidea, *Icc* Iris corpus cileare, *Ipp* Iris pars papillaris, *L* Linse, *Per* Pars ciliaris retinae, *R* Retina, *S* Sklera, *Tn* Tapetum nigrum (nach J. Schaxel)

ebenso wie das darunter freigelegte Tapetum eröffnet. Dann ließ sich mit einer eigens dazu vorgerichteten Glasnadel ein Druck von vorn nach hinten auf das Auge ausüben, durch den die Retina ausgelöst und mitsamt der Linse durch die vorher angebrachte Öffnung aus dem Auge hinausgedrückt wird. Die Retina pflegt beim Gelingen des Versuchs als ganzes hinauszugleiten; in ihr liegt die Linse und die entfernten Teile können dann genau untersucht werden. Eine eingehende Beschreibung der Versuche und ihrer Ergebnisse findet man bei Wachs (1920); die hier beigegebene Fig. 182 soll zur Orientierung über die inneren Verhältnisse des Auges dienen.

Daß nach dem Entfernen so bedeutungsvoller Teile des Auges wie Netzhaut und Linse seine Wiederherstellung möglich ist, ergibt sich schon aus der äußeren Beschaffenheit der operierten Tiere (Fig. 183). Zunächst erscheint das Auge als würde es zugrunde gehen (Fig. 183 *B* und *C*), aber schon in der dritten Woche bessert sich das Aus-

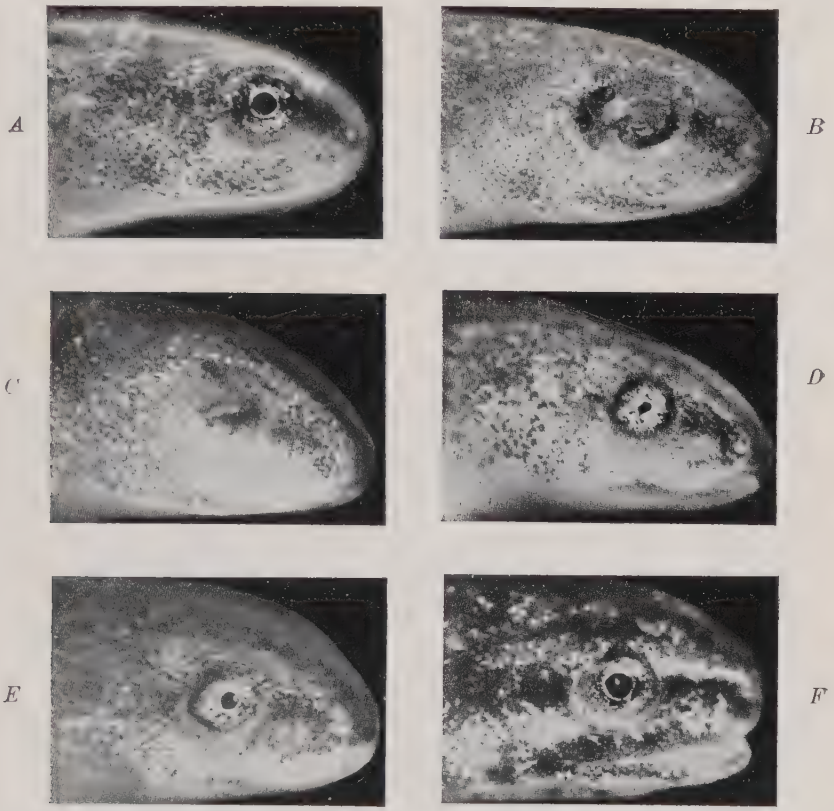


Fig. 183. Kopf des *Triton taeniatus* zur Erläuterung der Wiederherstellung des rechten Auges nach Entfernen von Netzhaut und Linse; *A* vor der Operation, *B* nach 2, *C* nach 14, *D* nach 21, *E* nach 28, *F* nach 49 Tagen (nach H. Wachs)

sehen: die Hautwunde ist geschlossen, der Bluterguß im Auge geschwunden, die vorher schlaffe Iris gestrafft, der innere Turgor des Auges wieder hergestellt. Die Pupille ist sehr klein, aber wieder rundlich, das Goldpigment reichlicher vorhanden (Fig. 183 *D*). Von da an schreitet die Wiederherstellung des Auges rasch vorwärts, die Pupille weitet sich, das Goldpigment ordnet sich zur Bildung eines Irisringes (Fig. 183 *E*). Nach Verlauf eines Monats ist dem

Auge von der überstandenen schweren Operation kaum etwas anzusehen, nur ist es etwas kleiner als das unverletzt gebliebene Auge der anderen Seite, aber nach etwa sieben Wochen ist auch dieser Unterschied ziemlich ausgeglichen und das Auge hat den früheren Zustand beinahe wieder erreicht (Fig. 183 *F*).

Der äußere Befund am regenerierenden Auge wird durch die von Wachs ebenfalls sehr eingehend ausgeführte Untersuchung der inneren Vorgänge bestätigt, wie auch durch diejenigen von F. Fuchs an Krötenaugen. Daraus ergibt sich die schon aus der äußeren Beschaffenheit des Auges zu erschließende Neubildung der Linse und Netzhaut. Von der ersteren wird wegen der damit im Zusammenhang stehenden Fragen noch besonders die Rede sein; die Retina soll vom Umkreis der Iris, aber auch vom Tapetum nigrum her das Material für ihre Neubildung erhalten (Wachs). Bei den von F. Fuchs an Kröten ausgeführten Operationen, bei denen der gesamte Bulbus entfernt wurde, wird in der Hauptsache der Opticusstumpf für die Neubildung verantwortlich gemacht. Das erscheint insofern naheliegend, als „der distale Teil des Augenstiels den gleichen Aufbau zeigt wie das Auge selbst, d. h. ein doppelwandiges Epithelrohr mit einer Pigmenthülle darstellt." Zwar findet bei diesen Objekten eine Regeneration sehr erheblicher Teile statt, aber diejenige der Linse unterbleibt, wie dies ebenfalls von anderen Beobachtern der Anuren festgestellt wurde. Auch nach Schaxels Wahrnehmungen am Axolotl erfolgt die Neubildung der Teile nach Möglichkeit von den noch vorhandenen Resten aus, doch scheint es, daß da, wo diese Möglichkeit nicht besteht, andere Teile herangezogen werden, wie sich übrigens schon aus den vorstehenden Darlegungen ergibt. Letzteres gilt nun besonders für den Ersatz der Linse, die gerade aus diesem Grunde immer wieder zu Regenerationsversuchen herangezogen wurde.

Seit den Untersuchungen von Colucci und Wolff ist die Linsenregeneration geradezu ein Arbeitsgebiet für sich geworden und außer den bereits genannten Autoren, die sich in weiterem Umfang mit der Augenregeneration beschäftigten, sind noch die älteren Arbeiten von E. Müller, Kochs, Fischel, Lewis, sowie die späteren von Wachs 1914 und 1920, Werber 1918, Uhlenhuth 1919 und 1920, Petersen 1920, Kolmer 1920, Fessler 1920, Ogawa 1921, Fischel 1921, Schaxel 1921, Alberti 1922, L. v. Ubisch 1923—26, F. Fuchs 1924 zu nennen. Man sieht daraus, daß der Gegenstand ein weitgehendes Interesse erregte und an recht verschiedenen Objekten (Urodelen, Anuren, Fischen), sowie unter verschiedenen

Bedingungen und mit wechselnder Fragestellung untersucht wurde. Aus der Fülle der Beobachtungen hebt sich als Tatsache immer wieder jene zuerst gemachte Feststellung der von der Embryonalentwicklung abweichenden Linsenbildung heraus.

Bei der Embryonalentwicklung entsteht die Linse des Wirbel-

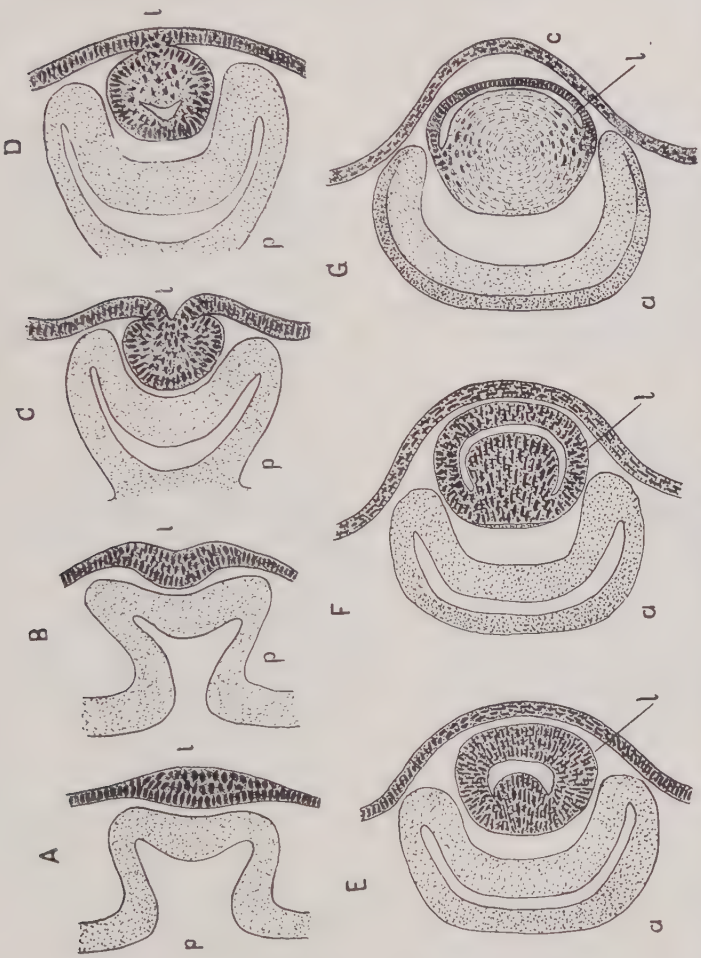


Fig. 184. *A* und *B* die primäre Augenblase (*p*) in Ausstülpung vom Vorderhirn eines Haifischembryos, darüber die Linsenanlage (*l*) als Ektodermverdickung und leichte Einsenkung (*l*), *C* und *D* Abschnürung und Umbildung zum Augenbecher (*a*), Einsenken und Abschnüren des Linsenbläschens (*l*), *E*—*G* dessen Umbildung zur Linse (*l*), etwas schematisiert (nach C. Rabl)

tierauges aus einer gruben- dann bläschenförmigen Einsenkung des Ektoderms über der vom Vorderhirn ausgestülpten primären Augenblase, die durch sie dellenartig eingedrückt wird und sich später in den zweischichtigen Becher umwandelt, dessen Rand die Linsenanlage umgreift und in dessen Höhlung sich der Glaskörper ausbildet (Fig. 184 *A* — *G*). Bei der Regeneration hingegen, wenn die

Linse ähnlich wie bei einer Staaroperation durch einen von vornher durch die Cornea geführten Schnitt entfernt worden war, entsteht sie durch eine Zellwucherung vom Irisepithel, d. h. vom oberen Rand des primären Augenbechers aus (Fig. 185 *A*—*D*). Hornhaut und Bindehaut, welche vom embryogenetischen Standpunkt die natürliche Bildungsstätte dafür sein würden, sind offenbar nicht mehr in der Lage, die Linse aus sich hervorgehen zu lassen.

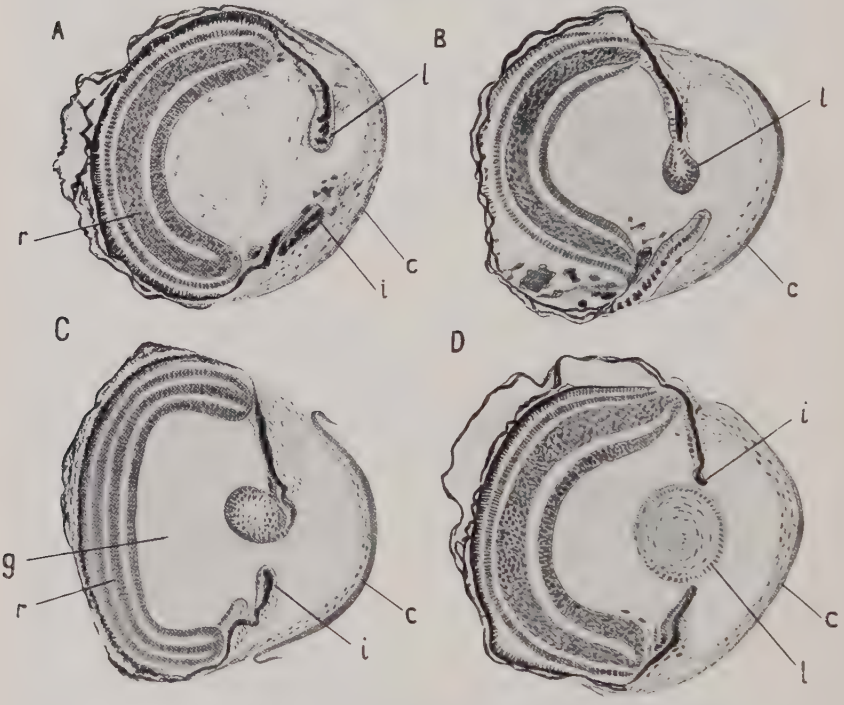


Fig. 185. Neubildung der Linse (*l*) im Auge der Tritonlarve nach Entfernen der Linse. *A* Verdickung des oberen Irisrandes durch die Zellwucherung (10 Tage nach der Operation), *B* und *C* Linse (*l*) in zunehmendem Wachstum, *D* weitere Vergrößerung der ziemlich ausgebildeten Linse (21 Tage nach der Operation); *c* Cornea, *g* Glaskörper, *i* Iris, *r* Retina (nach E. Müller und Fischel)

In den Hauptzügen erfolgt die Linsenbildung dadurch, daß am oberen Pupillenrand die Zellen des äußeren und inneren Irisblattes sich vergrößern, ihr Pigment verlieren und indem beide Zellschichten etwas auseinander weichen, eine Art Säckchen gebildet wird. Dieses nimmt allmählich an Größe zu, wodurch es sich vom Irisrand abhebt und selbständiger wird. In ihm entstehen die Linsenfasern und sondern sich von dem umgebenden Epithel; mit zu-

nehmender Größe und Ausbildung der Struktur nimmt die Linse nunmehr ihre Lage inmitten der Pupille ein (Fig. 185 *A—D*).

Eine durchaus normale Linse ist auf andere Weise und von anderem Material als in der Embryonalentwicklung zustande gekommen und es fragt sich, wodurch dies möglich war und welcher Anreiz die Linsenbildung verursachte. Die neueren Untersuchungen haben sich ganz besonders mit der Beantwortung dieser Fragen beschäftigt, ohne daß sie zu sicheren Ergebnissen gelangt wären. Hält man sich an die tatsächlich zu beobachtenden Erscheinungen, so fällt die Entpigmentierung des Irisrandes nach der Linsenentfernung auf. Der Vorgang erklärt sich nach Uhlenhuth dadurch, daß infolge des Eingriffs hier eine Lücke entsteht, welche das vorher nicht mögliche Umspülen der Irisrandzellen durch den Humor aqueus gestattet. Dies führte zur Pigmentabgabe seitens der Iriszellen, welche auf diese Weise entlastet ihre Teilungsfähigkeit wieder erlangten und dadurch die zum Linsenansatz führende Wucherung hervorriefen.

Gegen diese Erklärung des Vorgangs wird allerdings von Fischel (1921) eingewendet, daß die von Uhlenhuth angenommene strukturelle Beschaffenheit des Auges, nämlich eine die Iris vor dem Kammerwasser schützende (bei der Operation verletzte) Membran in Wirklichkeit nicht vorhanden oder doch höchst zweifelhaft sei, so daß die auf ihre Aufgabe im unverletzten Auge und deren Wegfallen gegründeten Schlüsse nicht aufrecht erhalten werden könnten.

Eine herausgenommene und wieder eingepflanzte Linse kann ebenso wie eine kleinere Linse einheilen, ohne daß die Regeneration einer Linse erfolgt, wie von Wachs festgestellt wurde. Er entnimmt daraus, daß durch den Druck der Linse und wohl auch durch die von ihr ausgehende Sekretion ein hemmender Einfluß auf die Linsenregeneration ausgeübt wird. Beim Wegfallen beider Wirkungen infolge der Linsenwegnahme könnte also die Regeneration eintreten.

Nun können allerdings Linsen auch in Augen gebildet werden, in denen eine Linse in Ausbildung begriffen oder bereits vorhanden ist, was einer solchen Annahme zunächst zu widersprechen scheint, aber diese Linsenbildungsversuche erfolgen an anderen Stellen und ebenfalls unter dem Einfluß von Verletzungen, durch welche besondere Bedingungen gesetzt sein können. Die Linsenentnahme wirkt anreizend auch auf andere Teile der Augenblase, denn Fischel (1900) fand schon bei seinen früheren Versuchen linsenartige Gebilde am Übergang von der Iris nach der Retina, aber auch an

dieser selbst. Solche Lentoide sind auch sonst beobachtet worden (Petersen), wie auch Doppelbildungen von Linsen vorkommen (Jokl, Kolmer). In den letzteren Fällen waren sie auf natürlichem Wege, im ersteren jedoch ebenfalls als Begleiterscheinung des Experiments entstanden. Immer aber, soweit es sich nicht etwa um Bildungen aus früher Embryonalzeit handelt, wird die Ursache mehrfacher Linsenbildung in irgend welchen Veränderungen des normalen Zustandes, besonders in Verletzungen zu suchen sein. Fischel (1921) ist der Meinung, daß allen oder nahezu allen Zellen des Augenbechers die linsenbildende Potenz zukommt.

Aus sich heraus scheinen aber auch die Epithelzellen der oberen Iris nicht die Fähigkeit zur Linsenbildung zu besitzen, sondern es bedarf außer dem durch die Linsenentnahme bewirkten Reizes noch eines weiteren Einflusses seitens der Organe selbst, der nach der Annahme von Wachs auf die Zellen der Retina zurückzuführen ist und durch ein von ihnen ausgehendes Sekret bewirkt wird. Der linsenbildende Einfluß der Augenblase auf andere Teile der embryonalen Körperbedeckung, sei es, daß diese über sie oder daß sie selbst verlagert wurde, ist aus den älteren Versuchen von Spemann und Lewis, sowie aus deren späteren Bestätigungen bekannt.

Schon die ersten Beobachter der Linsenregeneration bei den Amphibien erörterten die auffallende Tatsache der Verwendung nur des oberen Irisrandes, die auch durch die nachfolgenden Untersuchungen immer wieder bestätigt wurde. Insofern die Schwerkraftwirkung dafür verantwortlich gemacht worden war (E. Müller), hielt G. Wolff die der Linse beraubten Tritonen zwei Monate in Rückenlage fest, aber auch dann war es der obere Irisrand, der die neue Linse lieferte. Schimkewitsch sucht dafür nach einer phylogenetischen Erklärung, indem er die Linse der paarigen Augen wie beim Parietalauge der *Hatteria* zunächst der primären Augenblase zugehörig sein läßt. Mit der Entstehung einer dermalen Linse und der damit verbundenen Umbildung in das Becherauge ergab die Mechanik dieses Vorgangs die Einlagerung der ursprünglichen Linse in den oberen Becherrand. Das Auftreten der neuen Linse bei der Regeneration entspräche also einer phylogenetischen Reminiszenz, indem diese Teile die Fähigkeit zur Linsenbildung von altersher bewahrten. Die Erklärung ist sehr weit hergeholt, wie man sieht und konnte nur in Ermangelung einer besseren gegeben werden.

Als eine von den Vorfahren übernommene und weiter vererbte, nicht aber als eine neue, zum erstenmal auftretende Zweck-

mäßigkeit (G. Wolff), sieht auch Weismann die Fähigkeit der Linsenregeneration bei den Amphibien an. Während Wolff die Wahrscheinlichkeit der Augenregeneration bei freilebenden Tieren bestreitet, hält Weismann sie für sehr wohl möglich. Durch Kämpfe der Molche zur Fortpflanzungszeit oder Angriffe anderer Tiere, etwa der großen Wasserkäferlarven, könnten die Augen verletzt und in ähnlicher Weise wie beim Experiment wiederhergestellt werden. In dieser Beziehung ist es von Interesse, daß H. Wachs (1914 und 1920) in der Tat Linsenregeneration an freilebenden Tritonlarven und zwar in einer Weise beobachten konnte, wie sie besser auch durch das Experiment nicht zu erzielen war. Er nimmt sogar an, daß die Regeneration der Linse im Freien durchaus nicht selten sein mag und nur durch die Schnelligkeit, mit der sie sich vollzieht, ganz selten zur Beobachtung gelangt. Sonach bestände „für sie wie für andere Fähigkeiten des Organismus die Möglichkeit einer allmählichen Entstehung und Ausbildung".

Wie schon erwähnt, sind Nebenlinsenbildungen (Lentoide), die ohne Zutun eines Experimentators entstanden, wiederholt bei Amphibien und Fischen gefunden worden (Grochmalicki, Jokl, Kolmer). Allerdings läßt sich bei derartigen Vorkommnissen nicht mit Sicherheit sagen, inwieweit es sich um Neubildung nach Verletzungen oder um Mehrfachbildungen embryonaler Natur handelt. Wahrscheinlich aber ist die Möglichkeit zur Neubildung von Linsen und anderen Teilen des Auges größer als wir bis jetzt annahmen. Die natürliche und experimentelle Linsenbildung oder doch der Ansatz zu einer solchen, wie sie für recht verschiedene Amphibien (*Triton, Salamandra, Amblystoma, Diemyctylus, Rana, Pelobates*) und Teleostier festgestellt ist, deutet jedenfalls darauf hin. Allerdings ist die Fähigkeit dazu bei den Fischen wie bei den Anuren offenbar weit geringer, wenn auch die Schwierigkeit der Linsenneubildung oder deren Fehlen noch nicht für die völlige Unmöglichkeit spricht, wie F. Fuchs zu den nach dieser Richtung vergeblichen Versuchen an *Alytes* und *Bufo* ausdrücklich bemerkt.

Bei den Versuchen zur Lösung des Linsenproblems hat auch die embryonale Transplantation eine wichtige Rolle gespielt, weshalb bei deren Behandlung darauf zurückzukommen sein wird. Der umfangreichen Literatur im Rahmen dieser Darstellung gerecht zu werden, erwies sich als unmöglich. Neuerdings wurde von H. Petersen (1924) eine zusammenfassende Darstellung über eine Anzahl neuerer Arbeiten gegeben und L. v. Ubisch (1924—25) tat dasselbe bei Gelegenheit neuerer Untersuchungen, auf die noch zurückzukommen sein wird.

7. Metaplasie

Von den im Vorstehenden sowohl für Wirbeltiere wie Wirbellose geschilderten Vorgängen würden einige gewiß unter den Begriff der Metaplasie gestellt werden. Man versteht darunter die im ganzen für nicht sehr wahrscheinlich gehaltene Umwandlung der Zellen

einer Gewebsart in die einer anderen. Als besonders geeignetes Beispiel für diesen Vorgang pflegt auch die soeben behandelte Entstehung der Linse aus der Iris angeführt zu werden. Die Zellen des Irisepithels erfahren dabei in Anordnung, Umfang, Gestalt und Struktur eine weitgehende Veränderung; auch haben sie ganz andere histologische Elemente, nämlich die Linsenfasern auszubilden (Fig. 160). Die strukturelle Wandlung kommt schon darin zum Ausdruck, daß die Zellen, wenn nicht pigmentlos, so doch pigmentärmer werden, d. h. sich auf irgend eine Weise gewisser sie belastender und nicht mehr verwendbarer Stoffe entledigen, um dadurch nach anderer Richtung zu neuer Aktivität zu gelangen. Diese äußert sich in der wieder beginnenden Teilungsfähigkeit, die zu stärkerer Zellvermehrung und schließlich zu der umfangreichen Wucherung führt, aus der die Linse hervorgeht (Fig. 185 *A—D*).

Was gemeint ist, wird durch dieses Verhalten anscheinend in recht klarer Weise erläutert, doch ist nicht zu vergessen, daß die Zellen nicht direkt in eine andere Zellenart übergehen, sondern infolge der eintretenden Teilung erst einen indifferenten Zustand durchmachen. So dürfte es sich bei den sogenannten Metaplasien wohl meistens verhalten. Wenn die Parenchym- oder Mesenchymzellen der Turbellarien befähigt sind, an der Neubildung verschiedener Organe teilzunehmen (S. 235 und 296), so wird es sich auch bei ihnen nicht um einen direkten Übergang der einen in die andere Zellenart, sondern um ein indifferentes (Bildungs-) Gewebe handeln, das ähnlich dem Verhalten embryonaler Zellen die Fähigkeit zur Differenzierung in spezialisierte Zellarten in sich trägt.

Von Metaplasien ist in Verbindung mit Verletzungen, Verlust von Organteilen und deren Ersatz, entzündlichen Prozessen oder sonstigen Erkrankungen der Organe, sowie Übertragungen und Einheilung von Organteilen in der Chirurgie und pathologischen Anatomie vielfach die Rede. Im allgemeinen wird dabei wohl weniger an eine direkte Umwandlung einer Zellenart in eine andere, als an eine „Rückdifferenzierung bis zu einer indifferenten Ausgangszelle und Neudifferenzierung durch eine strukturell und funktionell völlig neue Umbildung“ gedacht, ohne daß man sich allerdings über den feineren Verlauf dieser Vorgänge einigermaßen im klaren wäre (Rössle 1923). Ein derartiges Verhalten der Zellen dürfte ungefähr der in der pathologischen Anatomie giltigen Auffassung der Metaplasie entsprechen, wie aus der allgemeinen Darlegung von Borst (1923) zu entnehmen ist, d. h. die Rück- und Neudifferenzierung

der Zellen ist eine stillschweigende Annahme, wenn nicht überhaupt undifferenziertes Zellenmaterial mit in Betracht kommt.

Nichtsdestoweniger traut man gewissen Gewebselementen eine recht große und anscheinend direkte Umwandlungsfähigkeit zu. Bei der Regeneration des Fettgewebes z. B. sollen Bindegewebszellen beteiligt sein, in denen zunächst kleine, später größere Fettkügelchen auftreten und die auf diese Weise eine Umwandlung in Fettzellen erführen. Selbst einwandernde Lymphocyten, die durch Aufnahme von Fettropfen und Vakuolisieren den Fettzellen an Größe und Struktur ähnlich werden, hat man in Verdacht am Ersatz des Fettgewebes teilzunehmen.

Überhaupt wird dem Bindegewebe auch bei den Wirbeltieren eine recht weitgehende Bildungsfähigkeit zugeschrieben. Bekannt sind die immer wiederkehrenden Angaben von der Entstehung neuen Knorpels und besonders neuer Knochensubstanz aus Bindegewebe ohne Beteiligung knochenbildenden Gewebes, d. h. der äußeren oder inneren Knochenhaut. Insofern Knochenbildung auf bindegewebiger Grundlage als ein natürlicher histogenetischer Vorgang bekannt ist brauchte darin nichts ungewöhnliches zu liegen, wenn diese Neubildungen nicht in einer schon längst völlig differenzierten Umgebung vor sich gingen. So ist nicht nur von „Verknöcherung“ oder besser gesagt „Verkalkung“ d. h. Ablagerung von Kalksalzen, sondern von wirklicher Knochenbildung in verschiedenen Organen der höheren Wirbeltiere, z. B. in den Nieren der Säugetiere, die Rede. Werden in der Kaninchenniere durch Zerschneiden oder Unterbinden der Arterien, wie auch der Venen und des Harnleiters die physiologischen Vorgänge stark beeinflußt und gehindert, so tritt alsbald eine starke Verkalkung erheblicher Teile des Organs ein. Dort aber, wo junges zellenreiches Bindegewebe auf verkalktes Gewebe trifft, kommt es zu wirklicher „Knochenbildung mit Markräumen“ (Sacerdotti und Frattin).

Nach Verletzungen oder infolge andauernder mechanischer Einwirkungen in Verbindung mit daran sich anschließenden entzündlichen Prozessen und durch sie verursachter Vermehrung des Bindegewebes kann dieses z. B. innerhalb der Muskulatur eine Verknöcherung erfahren. Solche Bildungen werden bei Heilung von Knochenbrüchen als „Muskelkallus“ beschrieben. Wir lernten schon vorher (S. 256) bei der Heilung von Frakturen, deren Bruchenden weit auseinander liegen, höchst umfangreiche Kallusbildungen kennen (Fig. 161—168), waren aber geneigt, auch diese auf die Tätigkeit

des eigentlichen knochenbildenden Gewebes, nämlich des Periosts und Endosts, zurückzuführen. Dabei besteht immerhin die Möglichkeit, daß außerdem indifferente Bildungszellen, d. h. in diesem Fall Mesenchymgewebe, zwischen den in Frage kommenden Teilen vorhanden war und in die Knochenbildung mit einbezogen wurde, in ähnlicher Weise, wie dies für die weitgehende Erneuerung der Extremitätenknochen niederer Wirbeltiere und andere Regenerationsvorgänge schon vorher mehrfach erwogen wurde (S. 235ff., 247ff. und 273ff.).

Das letztere Verhalten sieht auch C. Rohde (1924) bei seinen besonders auf die Prüfung der Metaplasiefrage unternommenen Versuchen über Knochenregeneration für möglich an, obwohl er im übrigen durchaus auf dem Standpunkt steht, daß eine metaplastische Knochenbildung von seiten des fertig ausgebildeten Bindegewebes der Muskulatur, der Sehnen, Faszien und des Subkutangewebes nicht besteht. Seine durch Einheilen von Knochen- und anderen Gewebsstücken an Kaninchen vorgenommenen Versuche führten vielmehr zu dem Ergebnis, daß die Fähigkeit zur Knochenbildung nach Abschluß der Gewebs- und Organentwicklung nur den spezifisch knochenbildenden Zellen des Periosts und Markendosts zukommt. Eine Umwandlung gewöhnlicher, ausgebildeter Bindegewebszellen zu Osteoblasten gibt es (nach Rohdes Befunden) im fertigen Organismus nicht, womit nach seiner Annahme auch die Möglichkeit der Knochenbildung aus gewöhnlichen Bindegewebszellen fortfällt.

Nach alledem kommt es darauf hinaus, daß bei einigermaßen normalen Vorgängen die Umbildung einer Zellenart in eine andere etwas sehr ungewöhnliches ist, wenn sie nicht mit einer Rückkehr zu einem indifferenten und sich daraus ergebenden Teilungszustand verbunden erscheint. Soll dieser Vorgang als Metaplasie angesehen werden, so wird sich sein Vorkommen schon eher verteidigen lassen. Bei den eigentlichen krankhaften Prozessen mögen die Verhältnisse anders liegen. Darüber sagt Marchand (1924) in seiner Entzündungslehre: „Es ist keinem Zweifel unterworfen, daß eine solche Umwandlungsfähigkeit, eine Metaplasie im weiteren Sinn, in einer gewissen Breite vorkommt, in hohem Maß innerhalb aller Gewebsformen der sogen. Stütz- oder Bindesubstanzen, in erster Linie in der Beschaffenheit und Ausbildung der Zwischen- oder Interzellularsubstanzen, aber auch in derjenigen der zelligen Elemente, sowohl der sogen. fixen als der Wanderzellen, ferner innerhalb der ektodermalen Gewebe . . .“ Es ist weiter von Übergängen zwischen entodermalen Deck- und Drüsenzellen mit gelegentlich metaplastischer Ausbildung vollständig ektodermaler Formen, sowie von den sich ähnlich verhaltenden mesodermalen Deckzellen des Nierenbeckens, Harnleiters und Uterusepithels die Rede. Wenn

diese Vorgänge zwar nicht eigentlich in den Kreis der hier anzustellenden Betrachtungen gehören, so sind sie ohne Zweifel von Bedeutung für einen Vergleich mit denjenigen, die wir in bezug auf die Herkunft des Um- und Neubildungsmaterials bei der Regeneration kennen lernten. Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß die Metaplasie-Frage ganz neuerdings in dem soeben ausgegebenen Bd. 14,[2] des Handbuchs der normalen und pathologischen Physiologie durch B. Fischer (1927) eine eingehende Behandlung erfährt, was hier leider nur noch kurz erwähnt werden kann.

8. Schlußfolgerungen und Allgemeines

Zusammenfassend ist (über die im 9. und 10. Kapitel behandelten Regenerationserscheinungen) zu bemerken, daß zwar das Bestreben vorhanden ist, die verlorenen Teile von den erhalten gebliebenen aus zu bilden und daß dies in vielen, vielleicht sogar in der größeren Mehrzahl der Fälle möglich ist, daß es jedoch nicht immer gelingt. Dem Satz: gleiches von gleichem kann also seine Berechtigung nicht abgesprochen werden. Wenn er jedoch aus irgendwelchen Gründen nicht durchführbar ist, wenn die alten Teile nicht mehr bildungsfähig genug sind, um das neue Material zu liefern oder andere Ursachen vorliegen, die das nicht gestatten, so wird versucht, das für die Regeneration nötige Material anderswoher zu beschaffen. Daß dies möglich ist und wie es geschieht, wurde in einer ziemlichen Anzahl von Fällen gezeigt.

In erster Linie kommt es darauf an, das verlorene wieder herzustellen und es erweist sich, daß der Organismus in der Wahl der Mittel dafür nicht so wählerisch ist, wie man früher anzunehmen geneigt war, d. h. er nimmt das Material nach Möglichkeit, woher er es bekommen kann. Er beachtet dabei auch nicht die früher für beinahe unüberschreitbar gehaltene Abgrenzung der Keimblätter, wie die Art der Wiederherstellung des Vorderdarms bei Turbellarien und Anneliden besonders deutlich erkennen läßt. Ebenso klar zeigt die Neubildung der Urodelenlinse die Abweichung der regenerativen von der embryonalen Entwicklung.

In den genannten wie in manchen anderen der vorher angeführten Regenerationsvorgänge scheint die Art ihres Verlaufs sowie ihre Deutung zunächst sehr klar zu liegen, aber diese anscheinende Eindeutigkeit wird entschieden in Frage gestellt durch die Beteiligung indifferenten Gewebes. Wenige Fälle liegen so klar, daß diese von vornherein auszuschließen ist. Aber auch dann, wenn

die Teilnahme ausgesprochenen Bildungsgewebes an der Lieferung der neuen Teile unzweifelhaft ist, bleibt die Unsicherheit bestehen, woher das indifferente Gewebe stammt. Durch das wirkliche oder vermutete Vorhandensein von Komplexen solcher indifferenten, von der Embryonalentwicklung zurückgebliebenen Zellen, die später und besonders bei der Regeneration in Tätigkeit treten, wird der Vergleich mit den gesetzmäßig angesehenen Vorgängen der Embryonalentwicklung sehr erschwert. Die Herkunft derartiger, zunächst verborgener, erst später hervortretender Zellengruppen dürfte schwer festzustellen und selbst dann unsicher sein, wenn sie innerhalb einer im übrigen fest umschriebenen Gewebsmasse oder eines Organs liegen.

Daraus ergeben sich Verhältnisse wie bei der Pflanze, die eine so strenge Abgrenzung, wie man sie den Keimblättergebieten der Tiere beilegt, nicht kennt. Vielmehr finden sich bei ihr allenthalben zwischen den längst differenzierten Organen und Geweben indifferente Zellen als Knospenanlagen oder ähnliche Gebilde, aus denen im Bedarfsfall geschädigte und verlorene Teile ersetzt werden. Im Pflanzenkörper sind diese Herde bildungsfähigen Gewebes infolge ihrer weiten Verbreitung und ihres allmählichen Übergangs in umfangreiche Organanlagen viel leichter festzustellen und daher schon lange allgemein bekannt. Bei den Tieren hingegen ist diese Feststellung mit weit größeren Schwierigkeiten verbunden und es bedarf in den einzelnen Fällen erst eines genaueren Nachweises des Vorhandenseins derartiger Zellenreservate.

Die Möglichkeit, die verlorenen Teile anderswoher zu beschaffen, ist für den Vollzug der Regeneration sehr wichtig und bedeutet einen großen Vorteil für den betreffenden Organismus; vermutlich ist sie weiter verbreitet, als man bis jetzt annimmt. Am ehesten wird man sie in Jugendstadien, bei Larven und Embryonen erwarten, bei denen die Differenzierung der Körperregionen und Organe noch wenig fortgeschritten ist, vielmehr letztere erst in der Anlage vorhanden oder überhaupt nicht erkennbar sind. Durch Entnahme oder Zerstörung der Anlagen (z. B. der Gliedmaßen junger Amphibienlarven) gelingt es unter gewissen Bedingungen, diese Körperteile aus anderem Material in mehr oder weniger vollständiger Weise hervorgehen zu lassen. Hier wird also anderes als das eigentlich für die Entwicklung der betreffenden Teile vorgesehene Material zu ihrer Ausbildung verwendet, da die noch geringe Differenzierung der umgebenden Teile dies gestattet.

Infolge des Ausgehens von indifferentem Material gewinnt die Regeneration eine noch größere Übereinstimmung mit der Embryonalentwicklung. Wie bei dieser wird der endgiltige Zustand durch eine Reihe aufeinander folgender Stadien erreicht, von denen die folgenden durch die vorhergehenden bedingt sind. Bei der Embryonalentwicklung sowohl wie bei der Regeneration wird durch diese Vorgänge ein vom Ausgangspunkt sehr verschiedenes Ziel erreicht, worin gerade das Wesen der Entwicklung liegt. Bei der Embryonalentwicklung erklärt sich dies daraus, daß in dem indifferenten Ausgangsmaterial die inneren Faktoren vorhanden sind, die in Verbindung mit den von außen kommenden Einwirkungen die Ausgestaltung des neuen Organismus vollziehen. Bei der Regeneration erscheint es besonders auffallend, daß von längst differenzierten und ganz abweichend gestalteten Partien des Körpers neue Teile gebildet werden, welche mit ihnen ein einheitliches Ganze bilden, indem sie in Form und Struktur den verloren gegangenen Teilen im wesentlichen gleichen. Die Teilnahme indifferenten, mit der Potenz zur Lieferung jener Teile ausgestatteten Zellenmaterials an der Regeneration erscheint nicht ungeeignet, zur Behebung jener Schwierigkeit beizutragen.

11. Kapitel

Anlage, Ausgestaltung und Richtung des Regenerats

1. Entstehungsursachen und Differenzierung des Regenerats

Angenommen, es ist ein erheblicher Teil des Körpers eines nicht ganz niedrig organisierten Tieres verloren gegangen, etwa einer Planarie, eines Regenwurms, ein Arm eines Seesterns, das Fußende einer Schnecke, eine Extremität eines Gliedertieres oder Salamanders, so war durch den Eingriff zunächst eine umfangreiche Wunde entstanden. Was dann vor sich geht, d. h. wie sie sich schließt und neues Gewebe entsteht, wurde schon früher (Kap. 5 und 9) besprochen. Es frägt sich, welches die Veranlassung zu diesen und den folgenden Neubildungsvorgängen ist. Durch das Wegfallen des betreffenden Körperteils entsteht eine Lücke in der Organisation, was auf die umgebenden Teile nicht ohne Einfluß bleiben kann, schon weil dadurch eine Störung der normalen Beziehungen (Correlation) unter den Teilen eingetreten ist. Außerdem sind die Verhältnisse an der Stelle des gestörten Zusammenhangs sehr stark verändert, indem nicht nur eine Zerstörung von Gewebs- und Zellenmaterial, sondern auch eine Veränderung in der Lagerung der Bestandteile erfolgte, sei es durch die Verletzung selbst oder durch den Zustrom von lymphatischer oder Blutflüssigkeit.

Außer dem Wegfallsreiz kommt also ein Wundreiz in Betracht. Welcher von beiden der stärkere und wirksamere ist, hängt von dem Umfang der verlorenen Teile, ihren Beziehungen zu den erhalten gebliebenen Teilen und der sich daraus ergebenden Schwere des Verlustes, von der Größe und Beschaffenheit der Wunde, sowie von anderen im Einzelnen festzustellenden Umständen ab. Der Organismus antwortet auf den Reiz durch Verschiebung und Neubildung von Zellenmaterial. Dies führt zur Entstehung einer anfangs geringen, sich jedoch stetig vermehrenden Masse von Bildungsgewebe. Dem Verhalten der verbleibenden Teile zu den Neubildungen waren bereits die Ausführungen der beiden vorhergehenden Kapitel ge-

widmet. Wie gezeigt wurde, besteht in dieser Beziehung eine große Verschiedenheit der einzelnen Gewebe und Organe, wie auch eine solche unter den Vertretern der verschiedenen Abteilungen des Tierreichs vorhanden ist.

Das Bildungsgewebe pflegt sich zunächst über die Wundfläche auszubreiten. Je nach der Beschaffenheit der verlorenen Teile und der Tiefe der Wunde beginnt schon in dieser flächenhaften Verbreitung die Differenzierung der Gewebe und Neubildung der Organe oder aber die Weiterwucherung des Regenerationsgewebes führt zur Bildung jener anfangs flachen, allmählich höher werdenden Erhebung, die wir schon mehrfach als Regenerationskegel oder Regenerationsknospe kennen lernten (Fig. 94—101 S. 130ff., Fig. 109 bis 115 S. 146ff.). Zunächst besteht sie aus indifferentem Gewebe, bis in ihr früher oder später ebenfalls die Differenzierung der Gewebe und Organe beginnt. Natürlich gehen diese Bildungsvorgänge wie bei der Embryonalentwicklung ineinander über. Wie man bei ihr die aufeinander folgenden Entwicklungsstadien unterscheidet, so hat man bei der Regeneration von Etappen gesprochen (Driesch):

Wie Driesch die Anlage des Regenerats und seine Ausgestaltung auseinanderhielt, so nimmt Schaxel die drei Zustände des Blastems, der Knospe und Anlage d. h. der beginnenden Differenzierung an, die sich nicht nur in ihrer Beschaffenheit, sondern auch in ihren Formbildungsfähigkeiten unterscheiden. Die Beeinflussung der Entwicklung durch gewisse innere oder äußere Faktoren bringt es mit sich, daß einzelne Stadien in der Embryonalentwicklung eine gewisse Fixierung und Unabhängigkeit von den vorhergehenden oder folgenden Stadien erfahren. Ähnliches trifft auch für die Regeneration zu, so daß die Etappen dadurch mehr hervortreten, indem sie bis zu einem gewissen Grade voneinander abgegrenzt werden. In einzelnen Fällen wird dies durch die Entwicklungs- und Lebensverhältnisse bestimmt, wie etwa bei den Häutungen der Arthropoden. Bei ihnen wird z. B. die Wiederherstellung einer verlorenen Extremität bis zu einem bestimmten Zustand gefördert, um dann vor der Häutung zunächst zur Ruhe zu kommen und nach ihr wieder fortgesetzt zu werden. Der Ausfall einzelner Etappen hat nach Driesch jene Unvollkommenheiten zur Folge, wie sie nicht selten bei der Regeneration auftreten und später zu behandeln sein werden (Kap. 15 S. 401ff.).

Im allgemeinen vollzieht sich die Ausbildung des Regenerats in sehr regelmäßiger Weise, unterliegt jedoch keiner so weitgehenden

Gesetzmäßigkeit, daß sie etwa an der Spitze des Regenerationskegels beginnen und an der Basis enden müßte. Dies kann zwar der Fall sein, es kann aber auch der umgekehrte Weg eingeschlagen werden oder die eine Bildungsweise schließt die andere nicht vollständig aus.

Durch die Art ihrer Differenzierung und besonders durch die Gliederung sind die Extremitäten der Wirbeltiere und Gliedertiere recht geeignete Objekte, um das Fortschreiten der Ausbildung an ihnen zu verfolgen. Man sah sie ohne Zweifel so verlaufen, daß zuerst die am weitesten distal gelegenen Fußglieder und Skeletteile gebildet wurden und die anderen proximalwärts folgten. Dieses Verhalten ist sowohl aus den älteren Untersuchungen von Tornier wie aus den neueren von Schaxel (1921) zu entnehmen. Danach entstehen bei der Extremitätenregeneration der Urodelen zuerst die Knochen an der Spitze und von ihnen rückschreitend nach der Basis zu die übrigen, aber mit den Hautgebilden verhält es sich umgekehrt, indem erst die Basalpartien und von diesen aus distal fortschreitend die nach der Spitze zu liegenden ausgebildet werden. Für die Schwanzregeneration der Amphibien und Reptilien gilt nach Torniers Beobachtungen dasselbe. Also Fortschreiten der Neubildungen sowohl in proximaler wie in distaler Richtung an ein und demselben Regenerat je nach der Art der zu liefernden Teile.

Bei der Gliedmaßenregeneration der Arthropoden konnte im Prinzip ähnliches festgestellt werden und doch liegen die Verhältnisse entsprechend der abweichenden Organisation auch wieder anders. Zunächst schien es, als ob die Spitzenteile am ersten ausgebildet würden. Das trifft zwar zu, ist aber nicht durchgehends der Fall. Ein sehr geeignetes Beispiel dafür liefern die wiederholt von mehreren Beobachtern und an verschiedenen Arten untersuchten Antennen der Asseln (Zeleny, Ost, Hasemann, Zülzer, Wege). Wird bei der Wasserassel die zweite Antenne (Fig. 146 S. 211) im Bruchgelenk entfernt, so erfolgt nach Wege die Differenzierung des Regenerats von der Spitze nach der Basis zu, d. h. es wird erst das Endglied, dann das vorhergehende und so fort bis zum Stumpf hinab ausgebildet, wobei das vorletzte Glied das zuletzt wieder hergestellte ist. Im Gegensatz zu dieser zentripetalen Regenerationsrichtung erweist sie sich als zentrifugal, wenn die Geißel an irgend einer anderen Stelle abgetrennt wird. Dann bildet sich das durchschnittene Glied zum Endglied um und neue Glieder werden vom Basalglied geliefert, um von diesem aus distalwärts weitergeschoben zu werden.

Eine verschiedene, d. h. direkt entgegengesetzte Differenzierungsrichtung wurde auch bei der Regeneration anderer Gliedmaßen des Arthropodenkörpers festgestellt. Bei der ersten Antenne von *Mancasellus* werden erst die vier basalen Glieder in zentrifugaler und dann die sechs bis sieben distalen Glieder in zentripetaler Richtung gebildet, so daß sich hier in der Tat zwei recht scharf getrennte Perioden oder Etappen des regenerativen Geschehens unterscheiden lassen (Zeleny). An den Antennen von Isopoden und Amphipoden konnte auch Hasemann die Differenzierung der basalen Glieder in zentrifugaler und diejenige der distalen Glieder in proximaler Richtung beobachten. Bei *Cambarus* regenerieren die beiden hinteren Schreitbeinpaare in zentrifugaler, die drei vorderen in zentripetaler Richtung (Hasemann). Entsprechend verhalten sich die Scheren- und Klauenfüße von *Eupagurus*, indem sie ebenfalls die umgekehrte (zentripetale und zentrifugale) Regenerationsrichtung zeigen.

Bei den Insekten können zwar die Krallen regenerierender Beine zuerst gebildet werden, aber schließlich erfolgt die Differenzierung der Extremität dennoch in zentrifugaler Richtung (Bordage). Bei *Sphodromantis* wird nach Przibram zuerst das Hüftglied hergestellt, worauf die übrigen Beinglieder folgen und auch bei den Spinnen geht der Gliederersatz von der Basis nach der Spitze fortschreitend vor sich (Wagner). Derartige Verschiedenheiten im Verlauf der Regeneration finden sich noch bei anderen Arthropoden und lassen sich durch weitere Ausdehnung der Versuche gewiß nach Belieben vermehren; sie hängen offenbar mit der Mechanik der Wiederherstellung, der ganzen Organisation und wohl auch mit dem Gebrauch der betr. Körperteile zusammen.

In ausgesprochen zentrifugaler Richtung verläuft die Regeneration des hinteren Körperabschnitts bei den Anneliden, indem sowohl bei den limikolen wie terrikolen Oligochaeten entsprechend dem Verlauf in der Embryonalentwicklung die Ausbildung der Körperringe von der Basis nach der Spitze zu erfolgt (Fig. 186). Während am Grunde eines solchen Schwanzregenerats die Segmente schon recht umfangreich und die Organe in ihnen bereits weit entwickelt sind, liegen die Segmentgrenzen und Dissepimente gegen das distale Ende hin eng zusammen oder sind überhaupt nicht ausgeprägt, so daß sich hier noch eine indifferente Zellenmasse befinden kann. Allerdings trifft auch dieses nicht völlig zu, insofern an der Spitze die äußersten und innersten Teile, nämlich Körper-

und Darmepithel bereits zur Ausbildung gelangten und am Analsegment die Afteröffnung schon vorhanden ist (Fig. 186).

Bei der Ausbildung der Regenerate, wie sie sich in der Differenzierungsrichtung zu erkennen giebt, kommen offenbar ganz verschiedene Einflüsse in Betracht. Zum Teil läßt sich eine Übereinstimmung mit der Embryonalentwicklung feststellen und es ist anzunehmen, daß diese Entwicklungstendenz von vornherein dem indifferenten Regenerationsgewebe so wie der noch undifferenzierten embryonalen Zellenmasse eigentümlich ist. Wenn man die der Wundfläche am nächsten liegenden Partien sich zuerst ausbilden sieht, läßt sich an einen Einfluß der alten auf die neu zu bildenden Teile denken. Der direkte Anschluß der letzteren an die vorhandenen Partien in einer deren Organisation entsprechenden Ausbildung und die sich ganz allmählich in distaler Richtung fortsetzende Differenzierung des Regenerats erleichtert die Vorstellung einer Beeinflussung der in Neubildung begriffenen Teile durch das Ganze. Eine solche wird uns sogleich noch bei einem anderen, durch besondere Lagebedingungen hervorgerufenen Verhalten der Regenerate entgegentreten.

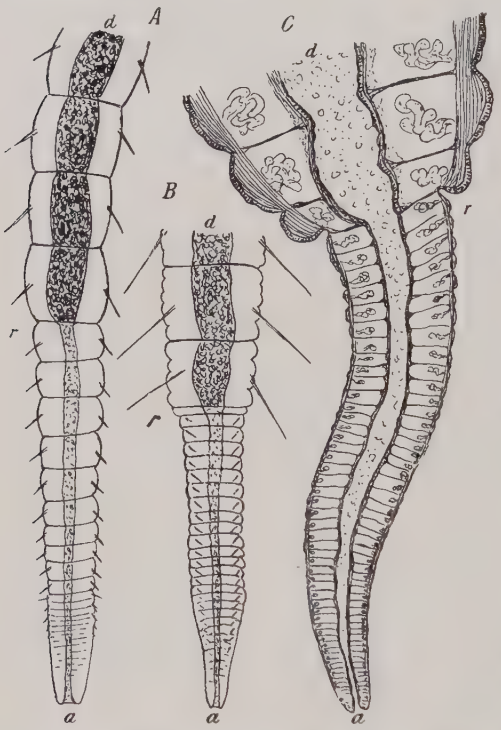


Fig. 186. Regeneration des Hinterendes. *A Lumbriculus*, *B Tubifex*, *C Lumbricus*; oben die alten Teile des Wurmes, denen das Regenerat (*r*) ansitzt, *d* Darmkanal, *a* After

2. Beeinflussung der Stellung des Regenerats durch die Richtung der Wundfläche

Den Regenerationskegel und das aus ihm hervorgehende Regenerat ist man so zu sehen gewöhnt, daß seine Längsachse mit der

Fortsetzung derjenigen des Körpers zusammenfällt, wenn es sich um die Ergänzung des vorderen oder hinteren Körperendes handelt (Fig. 92 S. 128, Fig. 109 S. 146, Fig. 125—129 S. 170 ff., Fig. 186 S. 330). Hat man es mit dem Ersatz eines anderen, vom Körper abstehenden Teiles, etwa mit einer Extremität oder unpaaren Flosse zu tun, so pflegt sie gewöhnlich in ungefähr demselben Winkel zur Körperachse aufzutreten, unter welchem der alte Anhang normalerweise zu ihr gerichtet war. Dies setzt allerdings voraus, daß die Bruch- oder Schnittfläche ungefähr einem Querschnitt durch den

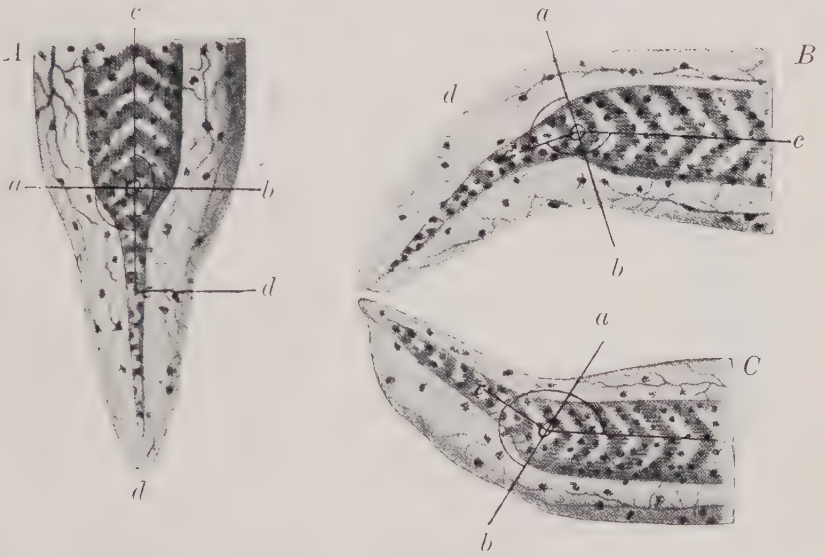


Fig. 187. Regeneration des abgeschnittenen Froschlarvenschwanzes; *A* bei gerader, *B* und *C* bei schräger Schnittführung, *a b* die Schnittebene, *c d* die Längsachse (nach Barfurth)

Körper oder den betreffenden Körperanhang entspricht und zwar deshalb, weil nach dem von Barfurth aufgestellten und von zahlreichen anderen Beobachtern bestätigten Gesetz, das Regenerat im allgemeinen senkrecht zur Schnittfläche orientiert ist. Trifft dies zu, so müssen bei schräger Schnittführung die Regenerate eine unregelmäßige Richtung zeigen.

In besonders überzeugender Weise ist die normale und abweichende Richtung des Regenerats an dem von Barfurth gewählten Objekt, dem Froschlarvenschwanz bei entsprechender Schnittführung zu erkennen. Wird der Schwanz senkrecht zur Längsachse durchschnitten, so entsteht ein normal gerichtetes Regenerat, während dieses bei schräger Schnittführung in einem der Schnittrichtung

entsprechenden Winkel gegen die Längsachse geneigt erscheint (Fig. 187 *A*—*C*). Dabei entspricht die Anordnung der Organe im ganzen derjenigen des normalen Schwanzes. Die vielleicht zu erwartende stärkere Erzeugung von Zellenmaterial an den weiter proximal gelegenen Stellen der schrägen Wundfläche, wodurch die Ungleichheit von vornherein behoben und das Regenerat in der richtigen Weise eingestellt würde, scheint in diesem Fall nicht möglich zu sein. Vielmehr erfolgt die Produktion von Regenerationsmaterial an den einzelnen Punkten der schrägen Wundfläche etwa in demselben Verhältnis wie an denen der quer gerichteten Wunde. Infolgedessen wird die Richtung des Regenerats durch diejenige der Wundfläche und nicht durch die des Körpers bestimmt.

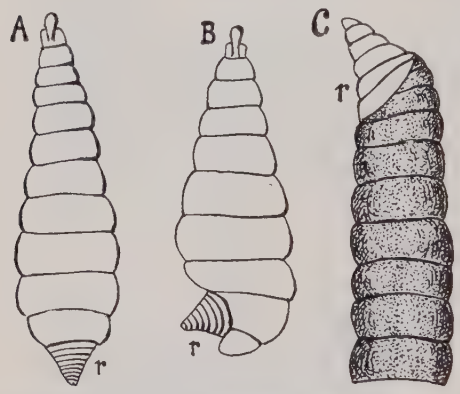


Fig. 188. *A* und *B* zwei nach hinten regenerierende Vorderstücke von Regenwürmern (*Eisenia foetida*), *C* ein nach vorn regenerierender Wurm mit abgeschnittenem Vorderende, *A* nach gerader, *B* und *C* nach schräger Schnittführung, *r* das Regenerat (Original)

Was für das eine Objekt angegeben wurde, konnte für andere und zwar für solche von gänzlich abweichender Organisation bestätigt werden, so am Schwanz von Eidechsen und Fischen, der infolge schräger Schnittführung in schräger Richtung regenerierte (Morgan). Quer abgetrennte Vorder- und Hinterenden von Oligochaeten werden durch normal gerichtete Köpfe und Schwänze ersetzt (Fig. 186 und 188); bei schräger Schnittführung hingegen zeigt sich das Regenerat im entsprechenden Winkel orientiert (Fig. 188 *B* und *C*). In einem Fall war ein sehr schräger Schnitt angebracht worden und das entstandene Hinterregenerat steht infolgedessen beinahe vertikal zur Längsachse des ganzen Tieres (Fig. 188 *B*), während das infolge der nicht ganz so schrägen Schnittführung neu gebildete Vorderende (Fig. 188 *C*) keine so starke Abweichung von der Längsachse zeigt.

Wie bei den Anneliden treten dieselben Erscheinungen auch bei den Turbellarien auf, nur (entsprechend den weniger ausgeprägten Körperregionen) nicht in so stark in die Augen fallender Weise. Bei den von Morgan seinerzeit in großem Umfang unternommenen

Versuchen an Planarien ergab sich, daß beim Anbringen einer vorderen oder hinteren schrägen Schnittfläche ebenfalls ein auf der letzteren ungefähr senkrecht stehendes Regenerat des Vorder- und Hinterendes gebildet wird (Fig. 191). Die Achsen der beiden Neubildungen sind zur Längsachse des Hauptstückes in einem gewissen Winkel gerichtet und wenn ein derartiges Regenerat an demselben Hauptstück vorn und hinten gebildet wird, so liegen die Hauptachsen in drei verschiedenen Ebenen.

Um noch ein ganz anderes Beispiel zu wählen, so erwies sich die Barfurth'sche Regel auch für Seesterne giltig, indem die schräg abgeschnittene Spitze eines Armes senkrecht zur Schnittfläche, also ebenfalls schräg aufgesetzt wird, wie aus Schapiros Versuchen hervorging. Ferner zeigte Driesch, wie am Tubulariastock nach Durchschneiden in schräger Richtung der neugebildete Polyp entsprechend der Schnittrichtung ebenfalls schräg orientiert war (Fig. 189). Wenn Morgan ein Stammstück von *Tubularia* längs spaltete, so wuchs der neuentstehende Hydranth rechtwinklig aus der alten Perisarkröhre heraus. Morgan ist geneigt, diese Erscheinungen nicht nur durch die Richtung der Schnittfläche, sondern als Wirkung eines negativen Stereotropismus zu erklären, unter dessen Einfluß sich der Hydranth von der Fläche der angeschnittenen Perisarkröhre weg krümmt.

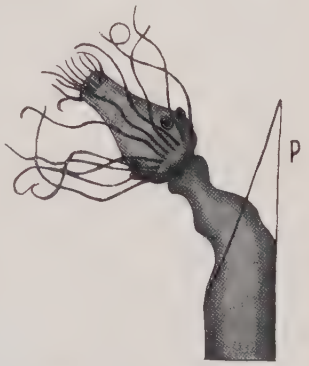


Fig. 189. Reparationshydranth an dem schräg abgeschnittenen Tubularienstock nach erfolgter Streckung aus dem Perisark (*p*), einen entsprechenden Winkel mit dem Stamm bildend (nach H. Driesch)

3. Gestaltung des Regenerats im Hinblick auf die Beziehungen der Wundfläche zu den Körperregionen

Wenn wie in dem zuletzt erwähnten Fall die schräge zu einer längsgerichteten Wunde wird, indem durch einen Längsschnitt mehr oder weniger beträchtliche Teile des Körpers entfernt wurden, was bei Hydroidpolypen und Planarien bis zur Abtrennung der einen Körperhälfte geschehen kann, so werden dadurch insofern besondere Bedingungen gesetzt, als bei vielen Tieren die einzelnen Körperregionen eine recht verschiedene Regenerationskraft haben. Es sei nur an die schon früher (Kap. 5 S. 168) besprochene Tatsache der

mangelnden Ausbildungsfähigkeit des Annelidenkopfes von einer bestimmten Region an erinnert. Wird durch den schrägen Schnitt sowohl eine Region besserer wie schlechterer Regenerationsfähigkeit geschaffen, so liegen die Bedingungen für die Ausbildung des Regenerats an den betreffenden Stellen verschieden und es muß notwendigerweise davon beeinflußt werden.

Selbst bei den Planarien, die wie die Polypen befähigt sind, die verlorene Körperhälfte zu ersetzen, zeigt sich ein auffallender Unterschied in der Ausbildung der neuen Teile von der schrägen Schnittfläche aus. Der neue Kopf wird nicht, wie zu erwarten war, in der Mitte der Wundfläche gebildet, sondern an deren vorderem Teil (Fig. 191). Wenn nicht Verschiebungen und Umgestaltungen, von denen noch die Rede sein wird, einen erheblichen Anteil an diesen Vorgängen haben, müßte auf eine stärkere Beteiligung der vorderen Wundpartie an der Neubildung geschlossen werden. Das gleiche gilt für die schräge Wunde, durch die das Hinterende entfernt wurde, wie ebenfalls aus Morgans Versuchen zu entnehmen ist. Diese Verhältnisse lassen sich sehr gut an dem von ihm durch zwei parallel gerichtete Schrägschnitte gewonnenen Stück des vorderen Körperteils erkennen (Fig. 191 *A* und 195 *A* und *B*). Sowohl vorn wie hinten sind es die am weitesten distal gelegenen Partien, von denen in der Hauptsache die Bildung des neuen Kopfes und Schwanzes ausgeht, von denen also jeder nicht die Mitte der Wundfläche einnimmt, sondern an deren vorderes bzw. hinteres Ende verschoben erscheint (Fig. 192 u. 195). Die Wundfläche liefert also nicht über ihre ganze Erstreckung gleichmäßig Material, sondern es ist ein anderer Einfluß zu bemerken, der die Konzentration der Neubildungsvorgänge auf einen bestimmten Punkt bewirkt. Dies kann wohl nur der Einfluß des Körpers selbst sein, den wir in höherem Maße noch bei der weiteren Ausbildung des Regenerats und seine Einbeziehung in das Ganze kennen lernen werden.

Für den verschiedenartigen Verlauf der Regeneration an einer schrägen Wunde bietet der von Child sehr eingehend untersuchte Fleischpolyp *Cerianthus solitarius* ein ausgezeichnetes Beispiel, wenn auch eine Regenerationsknospe bei ihm nicht gebildet wird. Der Polyp gehört zu denjenigen Tieren, deren Regenerationsfähigkeit in den einzelnen Körperregionen eine verschiedene ist. Am stärksten erweist sie sich in der Mundgegend, nimmt nach unten stetig ab und hört schließlich am aboralen Ende gänzlich auf. Wird mittels eines etwa durch die Körpermitte geführten sehr schrägen

Schnittes die obere in der Umgebung des Mundes mit einem doppelten (aus Lippen- und Randtentakeln bestehenden) Tentakelkranz versehene Hälfte abgetrennt, so schließt sich die Wunde durch Einrollen des Wundrandes und am 5. Tage nach der Operation beginnt eine Gruppe zunächst unansehnlicher Randtentakelknospen aufzutreten (Fig. 190 *A* u. *B*). Das geschieht aber nur am obersten oralen Teil; im übrigen fehlen sie noch völlig. Dementsprechend schreitet auch das Wachstum und weitere Auftreten der Tentakel vom oralen nach dem aboralen Teil der Wundstelle fort, wie sich aus der Ver-

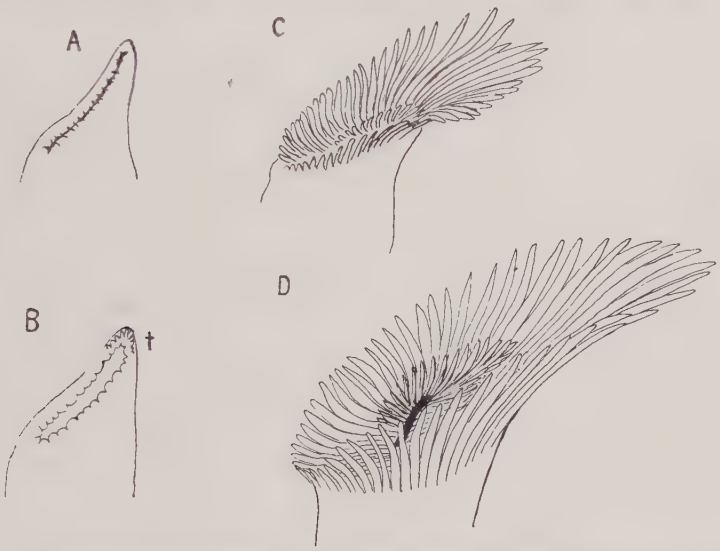


Fig. 190. *Cerianthus solitarius; A* die nach schrägem Abschneiden des Vorderendes durch Einrollen des Randes geschlossene Wunde, *B* am oberen Wundrand die ersten Randtentakelknospen (*t*), *C* und *D* weitere Stadien der Tentakelbildung nach 10 und 14 Tagen (nach C. M. Child)

größerung und dem Erscheinen neuer Rand- und Lippententakel erkennen läßt (Fig. 190 *C* u. *D*). Erst ganz allmählich findet ein Ausgleich in der Länge der Tentakel und die damit verbundene Geradrichtung der Mundscheibe statt.

Wie man sieht, erfolgt auch von den aboralen Partien der Wundfläche eine Regeneration, so daß das ganze Vorderende wieder hergestellt wird, aber der Verlauf des Reparationsprozesses ist in den unteren Teilen sehr verlangsamt. Man hat hier in der Tat einen Fall vor sich, in welchem der Ersatz der Teile an ein und derselben Wunde entsprechend der größeren oder geringeren Regenerations-

fähigkeit der einzelnen Körperregionen in verschiedener Weise verläuft. Bei tieferer Schnittführung dürfte schließlich die Regeneration an den unteren Partien der Wunde unvollkommen werden oder ganz ausbleiben, in welchem Fall die Beeinflussung des Regenerationsverlaufs durch die Körperregionen noch auffälliger ist.

4. Wiedereinrichten der durch den Einfluß der Wundfläche in anormale Lage gelangten Regenerate

Um bei dem zuletzt gewählten Beispiel zu bleiben, bei dem die Verhältnisse ziemlich einfach liegen (Fig. 190), so findet an dem Polypen mit abgeschrägtem Vorderende und entsprechend ungleich ausgebildetem Tentakelkranz unter dem Einfluß des weiteren Wachstums und der beginnenden Funktion ein allmählicher Ausgleich der verschiedenen Tentakellänge und ihre Einstellung zu der annähernd normalen Gestalt des Vorderendes statt (Child). Dasselbe gilt für andere derartige Gebilde von abweichender Lagerung. Sollen diese funktionierend und dauernd verwendbar in den Körper einbezogen werden, so müssen sie eine nachträgliche Verlagerung erfahren. Das gilt ebenso für die schief angesetzten Vorder- und Hinterenden der Planarien und Anneliden, wie für die schräg gerichteten Flossen und Schwänze der Fische und Amphibien.

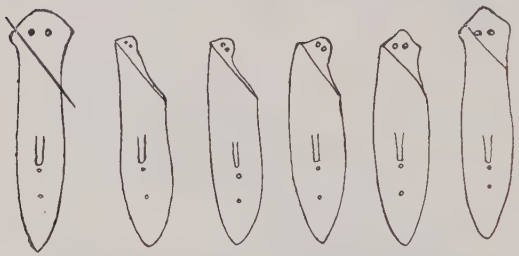


Fig. 191. Neubildung des Kopfes von *Planaria lugubris* nach Abtrennen des Vorderendes durch einen Schrägschnitt (nach Morgan)

Die am Vorderende schräg abgeschnittenen Planarien, bei denen der neugebildete Kopf zunächst einseitig auf der Schnittfläche (distal) aufgesetzt war, zeigen später ein stärkeres Wachstum vom proximalen Teil der Wundfläche, wodurch der vorher senkrecht zu dieser eingestellte Kopf gedreht und in die normale Stellung gebracht wird (Fig. 191). Durch weitere Zunahme des neuen Gewebes wird eine Verbreiterung erzielt, die ebenfalls die Herstellung des ganzen Kopfes in der früheren (normalen) Gestalt befördert. Entsprechend vollzieht sich der Vorgang bei den vorerwähnten, durch zwei parallele Schnitte gewonnenen Teilstücke und ungefähr das gleiche gilt (mit der durch die Eigenart des Teilstücks gebotenen Modifikation) für

die Ausgestaltung des Schwanzes an der hinteren Schnittfläche (Fig. 195, Morgan).

An den infolge der schrägen Schnittfläche schräg gerichteten Armspitzen der Seesterne ist die nachträgliche Geraderichtung ebenfalls zu beobachten und zwar möchte sie Schapiro (abgesehen von dem Funktionseinfluß) auf das stärkere Regenerationsvermögen der basalen Armteile zurückführen. An der proximalen Partie der Wundfläche würde mit der Zeit eine stärkere Gewebsproduktion stattfinden als an den distalen Teilen und dadurch die Streckung in der Armrichtung erfolgen. Allerdings könnte unter diesem Einfluß die Schrägrichtung von vornherein vermieden werden.

Bei den Anneliden, deren Kopf so wichtige Organe wie den Mund, Pharyngealapparat und das Gehirn mit Schlundring und deren Schwanzende den After trägt, erweist sich die Wiederherstellung der richtigen Form der in anormaler Stellung regenerierten Teile als noch notwendiger und wird grundsätzlich in übereinstimmender Weise erzielt. Bei *Stylaria lacustris* erfolgt die Geraderichtung des auf schräger Wundfläche stehenden Kopfes nach Harper durch das Vordringen des Darmes und die Ausbildung des Pharynx in der Regenerationsknospe, also sichtlich unter dem Einfluß der Funktion. Doch ist die Bildungsfähigkeit bei den Anneliden offenbar längst nicht mehr so stark wie bei den Planarien, denn schräg gerichtete Köpfe oder Schwänze bei Regenwürmern können sehr lange erhalten bleiben, ohne daß es trotz des Weiterwachsens und Funktionierens der betreffenden Teile gelingt, sie in die richtige Lage zu dem übrigen Körper zu bringen. Der Einfluß des Ganzen ist nicht immer stark genug, um eine richtende Wirkung auf die in Ausbildung begriffenen Teile auszuüben, so daß sie lange Zeit, wenn nicht dauernd in ihrer ungewöhnlichen Lage verbleiben und in dieser so gut oder schlecht es geht, verwendet werden müssen.

Der Einfluß des Ganzen bei dieser Art von Neubildungen und ihrer Einbeziehung in die gesamte Organisation ist anderen Versuchen an Planarien zu entnehmen, die ebenfalls von Morgan ausgeführt wurden. Wenn der schräge Schnitt an dem Vorderende so gelegt wurde, daß ein Teil des Kopfes erhalten blieb (Fig. 192 A), dann erfolgt die Neubildung des Kopfes nicht in der Weise, wie vorher gezeigt wurde, über die ganze Schnittfläche, sondern nur in Ergänzung des noch vorhandenen Kopfteils (Fig. 192). Dieser wird also als solcher wiederhergestellt und nicht als eine vollständige Neubildung. Allerdings erscheint dieser Vorgang dadurch erleichtert

zu sein, daß auch bei der Neubildung des gesamten Kopfes von der schrägen Wundfläche dieser an ihren distalen Teil, also in die Nähe des alten Kopfes verlagert war (Fig. 191).

Wird einer Planarie der Kopf abgeschnitten, dann der Körper längs gespalten und die eine Hälfte vor dem Ende des Längsspaltes abgetragen (Fig. 192 *Ba*), so entsteht sowohl an dem größeren wie an dem kleineren Lappen ein neuer Kopf, wenn ihr Zusammenheilen vermieden wird (*Bb*). Tritt dieses jedoch ein, so wird über der nunmehr gemeinsamen Wundfläche ein neuer Kopf in der früher besprochenen Weise gebildet (Fig. 192 *Bc*). Der kleinere Lappen ist nicht mehr frei und unfähig, für sich einen neuen Kopf zu bilden, sondern unterliegt infolge der mit dem übrigen Körper hergestellten Verbindung dessen Einfluß und die stattfindende Ergänzung ist nunmehr eine gemeinsame.

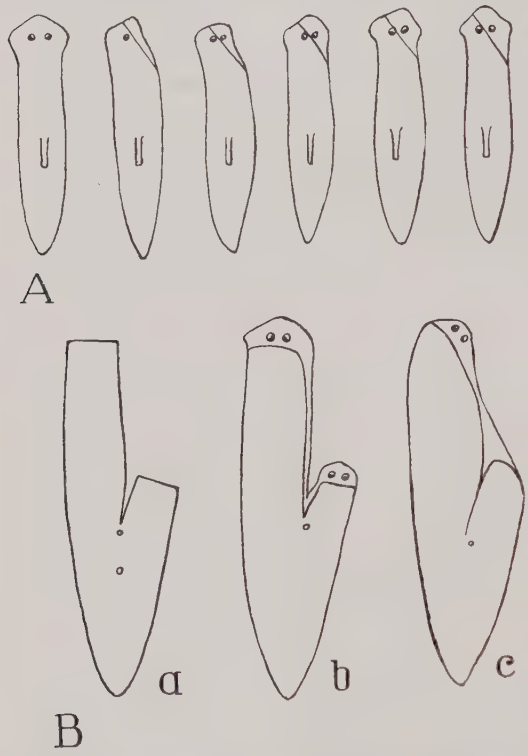


Fig. 192. *Planaria lugubris; A* Ergänzung des durch einen Schrägschnitt teilweise abgetrennten Kopfes, *B* nach Abtrennen des Kopfes und Längsspalten des Körpers, Bildung je eines Kopfes an der längeren und kürzeren Spalthälfte, bzw. nur eines Kopfes an den wieder vereinigten Spaltteilen (nach Morgan)

Auf die infolge besonderer Schnittführung in stark abweichender Stellung entstehenden und daher nicht mehr in die normale Lage zurückführbaren Planarienköpfe wird im Hinblick auf die Polaritätsfrage später noch einzugehen sein (Morgan, Child 1915, Olmstedt 1918, vgl. Kap. 17).

Ähnliche Ergebnisse, wie sie für das Vorderende der Planarien dargestellt wurden, erzielte Steinmann für das Hinterende durch geeignete Schnittführung, die so gewählt wurde, daß sich der „Einfluß des Ganzen“ auf die Ausbildung des Hinterendes teils in Form

eines einheitlichen, teils aber in Form eines gespaltenen Schwanzes deutlich bemerkbar machte. Die Ausdehnung der Wundfläche und der Umfang der entfernten Teile erwies sich dabei von ausschlaggebender Bedeutung.

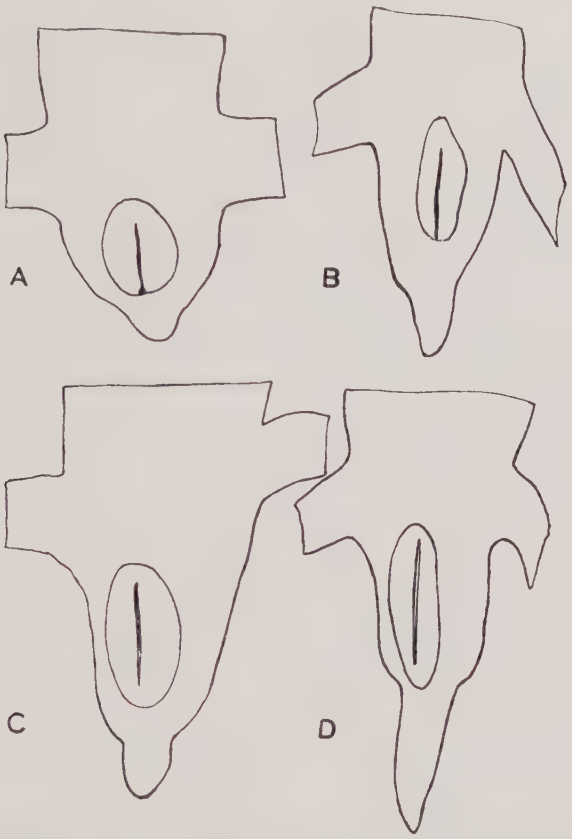


Fig. 193. Hinterende von Molchen (*Triton taeniatus*) mit regeneriertem Schwanzstummel; *A* und *B* 23 Tage nach Entfernen des Schwanzes, *A* Nichtschwimmer, *B* Schwimmer, *C* und *D* nach 37 Tagen, *C* Nichtschwimmer, *D* Schwimmer (nach J. W. Harms)

Die nachträgliche Einrichtung anormal gestellter Körperteile, die wir bei niederen Tieren fanden, tritt uns auch bei höher organisierten entgegen. Infolge schräg gerichteter Schnitte schief angewachsene Gliedmaßen bei Arthropoden und Wirbeltieren, ebenso die Flossen und Schwänze der Fische und Amphibien können eine gewisse Richtigstellung während ihrer Ausbildung oder noch beim

Funktionieren erfahren. Diese funktionelle Anpassung kommt nach Barfurths bekannten Versuchen bei den senkrecht auf der schrägen Schnittfläche stehenden Schwanzenden der Froschlarven besonders klar zum Ausdruck, wenn sie sich beim Schwimmgebrauch des Schwanzes allmählich wieder strecken (funktionelle Orthopädie). Nach Harms wird das Auftreten eines rechtwinklig zur Schnittfläche stehenden Regenerats durch die funktionelle Inanspruchnahme des schräg abgeschnittenen Ruderschwanzes der Molche sogar verhindert. Dies geschieht infolge sofortigen Einwachsens von Muskeln in das Regenerat und einer provisorischen Innervierung bei Larven, die durch geeignete Vorrichtungen genötigt werden, sofort nach dem Abtrennen des Schwanzes andauernd zu schwimmen. Außerdem wird dadurch die Regeneration um das doppelte der sonstigen Zeitdauer beschleunigt. Man sieht sowohl in früheren wie in späteren Stadien der Regeneration, wie bei den Nichtschwimmern der Schwanz zurückbleibt, bei den Schwimmern jedoch rascher und länger auswächst (Fig. 193).

12. Kapitel

Umgestaltungs- und Wachstumsvorgänge, Regulation und Restitution

1. Verlagerung und Umgestaltung von Körperteilen

Regenerationsvorgänge sind notwendigerweise mit Wachstums- und Umgestaltungsvorgängen verbunden, denn nur höchst selten wird es vorkommen, daß ein regenerierter Körperteil den verloren gegangenen vollständig ersetzt und sich ganz wie dieser den erhalten gebliebenen Teilen anschließt. Vielmehr müssen diese gewöhnlich, abgesehen von dem Wachstum des Regenerats selbst, gewisse Umlagerungen und Umgestaltungen naher oder sogar ferner liegender Partien durchmachen, um die Angliederung der neuen an die alten Teile zu ermöglichen. Derartige Vorgänge spielen sich schon an einzelnen Zellen ab; so sahen wir nicht nur Neubildungen, sondern auch Umlagerungen verschiedener Art bei der reparativen und physiologischen Regeneration der Infusorien sich vollziehen, bei denen z. B. das Peristom weiter hinten am Körper angelegt und erst allmählich in seine endgültige Lage am Vorderende gebracht wird.

Solche Verlagerungen einzelner Organe und Organanlagen sind auch bei der Regeneration der Metazoen nichts Ungewöhnliches. Sie stehen im Zusammenhang mit der bei weitgehendem Ersatz von Teilen notwendig werdenden Umgestaltung ganzer Körperpartien oder des gesamten Körpers und sind unter Umständen sehr erheblicher Natur. Besonders bekannt sind sie von den mit einem noch sehr bildungsfähigen Körper begabten Planarien, bei denen Gehirn und Pharynx in ihrer Lage stark verändert werden können, wenn diese zu der infolge der Reparation beträchtlich umgeänderten Körperform nicht mehr paßt (Fig. 127—129, S. 175ff.). Gerade beim Turbellarienpharynx lassen sich diese Verschiebungen wegen seiner charakteristischen, scharf umschriebenen Gestalt leicht feststellen und erweisen sich als sehr weitgehende. Bei der Herstellung des richtigen Verhältnisses zwischen den alten und neuen Teilen greifen Umbildungs-, Neubildungs- und Wachstumsvorgänge ineinander.

Welche bedeutende Veränderungen der Form nicht nur durch Neubildung von Gewebe, sondern auch durch die Umbildung der vorhandenen Teile vor sich gehen, zeigt sich am deutlichsten an den der Körpermitte entnommenen Teilstücken recht verschiedener Tierformen, z. B. solcher von *Hydra* (Fig. 131 S. 180). Anfangs von niedriger Cylinderform runden sie sich durch Kontraktion und infolge des Wundverschlusses ab, um sich dann allmählich wieder zu strecken und in die Länge zu wachsen, bis die neuen Organe auftreten, d. h. am Vorderende die Tentakel als kleine, sich bald verlängernde Erhebungen gebildet werden und am Hinterende als Verbreiterung die Fußscheibe entsteht (Fig. 131, 1 — 9).

Es liegt in der Natur der Sache, daß die niederen, bildungsfähigen Tiere sich auch hinsichtlich der Wiederherstellung der Körperform aus vorhandenen Teilen besonders geschickt erweisen. Wie die Süßwasserpolypen sind dazu auch die marinen Verwandten befähigt. Abgeschnittene Köpfchen von *Tubularia* sind in der Lage, weniger durch Neubildung von Zellenmaterial als durch dessen Umformung und Verlagerung, also durch Umgestaltung der vorhandenen Teile das ganze wieder zu bilden. Auf Formveränderungen und Verschiebungen beruht in der Hauptsache auch das nachträgliche Heraustreten aus der Perisarkröhre. Streckungsvorgänge an den dem Polypen benachbarten Stammteilen kommen je nach Anordnung des Versuchs und nach Art des Untersuchungsobjekts hinzu. In letzterer Beziehung, wie auch hinsichtlich der zahlreichen, sich damit beschäftigenden Untersuchungen sei auf die schon früher gemachten Angaben verwiesen (Kap. 5 S. 181).

In dieses Gebiet gehören eigentlich auch die sich auf natürlichem Wege und gänzlich freiwillig vollziehenden Vorgänge der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, die man wegen der Abtrennung sehr kleiner Teilstücke als Fragmentation, Frustulation und Lazeration bezeichnet. Bei Hydroidpolypen schnüren sich innerhalb der Perisarkröhre rundliche Teilstücke der Seitenzweige des Stockes, die sog. Frusteln, ab, um sich bald zu strecken, zu wachsen und durch weitere Umformung, Tentakelbildung usf. nach Verlassen der Perisarkhülle zu selbständigen kleinen Individuen zu werden (Fig. 194 *A*).

Der Frustelbildung ganz ähnlich ist die Fragmentation anderer Hydroidpolypen (*Hypolytus peregrinus* Fig. 194 *B*), bei der ebenfalls kleine Teilstücke, aber hier einfach vom Fußende des Polypen abgeschnürt werden. Aus diesen unscheinbaren, den (allerdings

wimperlosen) Planulalarven vergleichbaren Teilstücken gehen durch Umformung, Tentakel- und Mundbildung schließlich neue Individuen hervor (Fig. 194), wie dies auch für die ebenfalls Planula-ähnlichen, vom Körper selbst entspringenden und sich in diesem Zustand ablösenden Knospen jener höchst einfach organisierten Hydroidpolypen des Meer- und Süßwassers (*Haleremita*, *Gonionema*, *Microhydra*) gilt, die in dieser Beziehung den Fortpflanzungsverhältnissen der

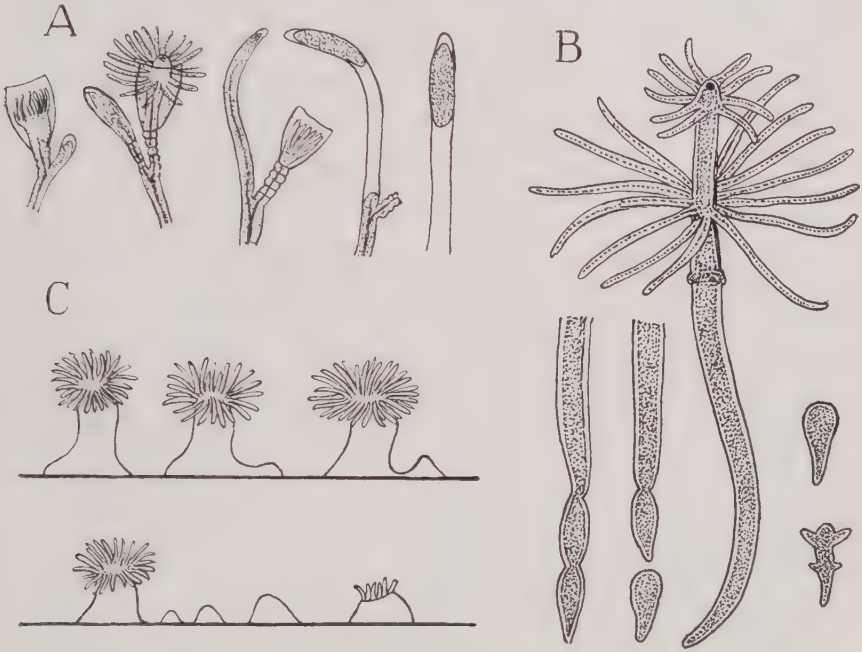


Fig. 194. *A* Frustulation von *Obelia longissima* durch Bildung eines Seitenzweiges (neben dem Polypen) und Abschnürung eines Teilstücks in der Perisarkröhre (nach Billard), *B* Fragmentation eines Hydroidpolypen (*Hypolitus peregrinus*), von dessen Hinterende sich zwei Teilstücke abschnüren und zu neuen Individuen umwandeln (nach Murbach), *C* Lazeration durch Abschnürung eines basalen Teilstücks und dessen Umbildung zu einer jungen Aktinie (nach Andres)

vorerwähnten Hydroiden nahe stehen (Eingehenderes hierüber bei Korschelt-Heider, Lehrbuch der Entw.-Gesch. II. Aufl. Allg. Teil, Kap. IX).

Der Vergleich solcher auf natürlichem Wege entstehenden und vom Körper sich ablösenden Teilstücke mit den auf experimentellem Wege gewonnenen liegt schon wegen ihres weiteren Verhaltens sehr nahe. Das gilt besonders auch für die Fragmentation oder Lazeration der Aktinien (Andres, Carlgren), die sich in der Weise

vollzieht, daß sich sehr kleine Körperstückchen vom basalen Rand ablösen. An diesem entsteht eine durch starke Entwicklung der Innenschicht ausgezeichnete Verbreiterung, die sich der Unterlage anheftet, worauf das Teilstück infolge der Kontraktionen des Hauptkörpers von ihm abgelöst wird (Fig. 194 *C*). Durch Umgestalten, Wachsen, Ausbilden von Tentakeln und Mundrohr gestalten sich die Teilstücke zu selbständigen kleinen Aktinien aus, wenn sie sich nicht etwa wieder teilen, um dann erst die weitere Ausbildung fortzusetzen. Was hier auf natürlichem Wege geschieht, erzielte Carlgren durch seine ausgedehnten Versuche über künstliche Teilbarkeit der Aktinien. Kleine Teilstücke wurden auf verschiedene Weise durch Herausschneiden aus dem Körper gewonnen und vermochten sich durch Umgestaltungs- verbunden mit Neubildungsprozessen zu kleinen Aktinien auszubilden. Dabei handelt es sich besonders auch um innere Verlagerungen, entsprechend dem recht komplizierten Bau der Tiere; um die Septen passend zu machen, müssen sie beträchtlich verschoben, vor allen Dingen um einen Mittelpunkt angeordnet werden, damit die normale Anordnung nach Möglichkeit erzielt wird.

Allerdings ist die Erneuerungsfähigkeit der Aktinien keine so weitgehende wie bei den Hydroidpolypen, indem ihr durch die höhere Differenzierung des Körpers gewisse Grenzen gesetzt sind. Ob die Neugestaltungsvorgänge zum Erlangen der vollständigen Organisation führen, hängt von dem Vorhandensein gewisser Körperteile, z. B. von solchen der Fußscheibe ab, deren Neubildung mit größerer Schwierigkeit verbunden ist, als diejenige der vorderen Körperpartie. Auch das Vorhandensein oder Fehlen der Richtungssepten beeinflußt die Ausbildung des Ganzen und manche andere Faktoren kommen hinzu, so daß trotz großer Regenerationsfähigkeit dieser Tiere die Plastizität ihrer einzelnen Körperpartien entschieden hinter derjenigen der einfacher organisierten Hydroidpolypen zurücksteht. Eingehenderes hierüber ist aus den Untersuchungen von Carlgren, A. P. Hazen, C. W. Hahn, Hammat, M. Moszkowski, Bohn, Davis, Rand, Hausding zu entnehmen.

Die von Morgan als Morphallaxis[1]) bezeichneten Umgestaltungsvorgänge kommen mit am reinsten zum Ausdruck bei den Planarien. Wir erfuhren schon früher (Kap. 5 S. 176), wie ungemein weitgehend das Herstellungsvermögen der Planarien ist. Stücke, die durch Längsspaltung, sowie durch schräg oder quergefurchte Schnitte gewonnen wurden, ergänzen nicht nur durch Neubildung

1) So viel ich sehe, ist das Wort aus: *μορφη* und *αλλαξις* gebildet, bedeutet also „Gestaltsvertauschung“ und ist somit für die betreffenden Vorgänge recht bezeichnend, so daß es hier gegenüber der später (auch in der Übersetzung von Morgans Regenerationsbuch) gebrauchten Form: Morpholaxis beibehalten werden soll.

die fehlenden Teile (Fig. 127 und 128 S. 175), sondern verändern, in dem Bestreben sich der verkleinerten Gestalt anzupassen, ihre Form in erheblicher Weise. Das tritt besonders bei kleineren Teilstücken hervor, die quer, schräg oder keilförmig aus dem Körper herausgeschnitten wurden (Fig. 129 S. 177 und Fig. 195 *A*). Derartige, aus verschiedenen Regionen des Körpers stammende Stücke werden nach Möglichkeit der neuen Körperform angepaßt und in überraschender Weise zu deren Ausgestaltung verwendet, wie besonders die der Kopfregion entnommenen Teilstücke dies erkennen lassen (Fig. 195 *B* und *C*).

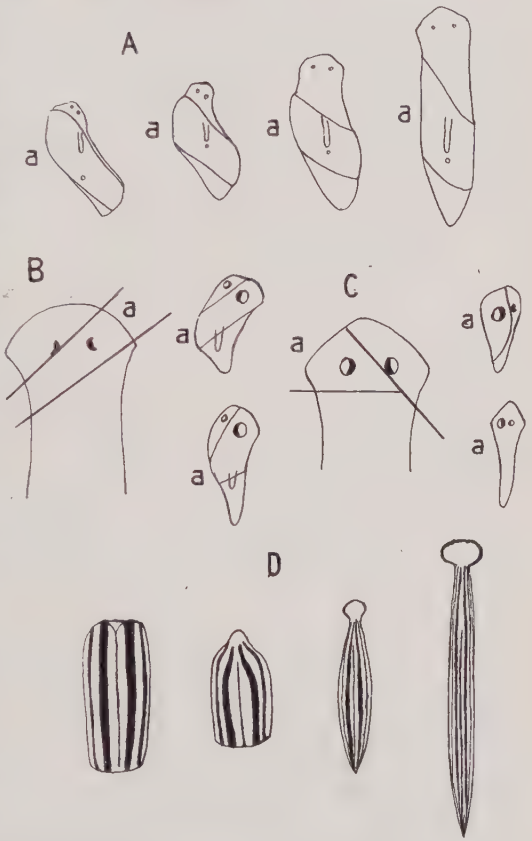


Fig. 195. Regeneration einzelner Teilstücke (*a*) von Planarien; *A* aus der Pharynxgegend mit den aufeinanderfolgenden Stadien der Ergänzung und Umgestaltung, *B* und *C* in etwas verschiedener Weise (*a*) aus dem Kopf herausgeschnittene Stücke in ihrer Ergänzung und Umgestaltung, *D* Teilstück aus dem Vorderkörper von *Bipalium kewense* während der Umgestaltung innerhalb 18 Tagen (nach Th. Morgan)

Ein ungemein lehrreiches Beispiel für die Morphallaxis bietet die ebenfalls daraufhin von Morgan untersuchte Erdplanarie *Bipalium kewense*, die infolge ihrer schlanken Gestalt, der auffallenden Längsstreifung und der verbreiterten Kopfform die Beurteilung der stattgefundenen Formveränderungen besonders gut gestattet (Fig. 195 *D*). Ein durch zwei quer geführte Schnitte aus der vorderen Körperpartie entnommenes plumpes Stück beginnt sich beim Vollzug der hauptsächlich in der Kopfbildung zum Ausdruck kommenden Regeneration zu strecken und erscheint nach Verlauf von reichlich zwei Wochen als ein schlankes

Tier von etwa doppelter Länge des ursprünglichen breiten Teilstücks und ungefähr von der Gestalt des ausgebildeten Tieres (Fig. 195 *D*).

Versuche, um die Verlagerung und Umgestaltung von Körperteilen zur Wiederherstellung der früheren Organisation zu erweisen, sind besonders an Planarien, Anthozoen und Hydrozoen in großer Anzahl unternommen worden; es sei nur an die reiche Fülle von Beobachtungen erinnert, die von C. M. Child (1903—1925) unter sehr verschiedenen Versuchsanordnungen und Gesichtspunkten im Lauf der Zeit gemacht wurden. Diese wie die Ergebnisse anderer Forscher auf dem vorliegenden Gebiet auch nur einigermaßen erschöpfend zu behandeln, erscheint völlig ausgeschlossen, doch ist eine Anzahl besonders charakteristischer Vorgänge noch zur Darstellung zu bringen, wobei auch die schon weiter zurückliegenden, zum Teil sehr überzeugenden Befunde nicht unberücksichtigt bleiben dürfen. Dazu gehören die von Child an *Cerianthus* und *Harenactis*, einer im sandigen oder schlammigen Boden der Uferzone lebenden Aktinie, angestellten Versuche, sowie diejenigen, die von einer größeren Anzahl von Autoren an Süßwasser- und Meerespolypen vorgenommen wurden. Soweit es möglich ist, sollen sie mit anderen dahingehörigen Erscheinungen in dem folgenden Abschnitt behandelt werden.

2. Regulation und Restitution

Die Wiederherstellung des Ganzen durch Wachstums-, Umgestaltungs- und Neubildungsvorgänge in einer nach Möglichkeit der normalen Form entsprechenden Ausgestaltung pflegt man als Regulation zu bezeichnen. Insofern mit der morphologischen Störung auch eine solche der Funktion verbunden ist, besteht die Regulation in der Rückkehr zum physiologischen Gleichgewicht oder doch in der Annäherung dazu, nachdem das Gleichgewicht infolge jener Störung verloren gegangen war. Als durch Driesch, Roux, Morgan, Child die Kenntnis und das Wesen dieser Vorgänge gefördert und besser bekannt wurden, gingen besonders Driesch (1901) und Child (1911) daran, in die große Zahl der recht verschiedenartigen Vorgänge eine gewisse Ordnung zu bringen. Inwieweit dies gelungen und die Sache dadurch gefördert worden ist, muß aus den Originalarbeiten selbst entnommen werden. Die Verschiedenartigkeit der Organisation der Versuchstiere wie diejenige der Versuche und der sie leitenden Gesichtspunkte erschwert die Einordnung in bestimmte Kategorien außerordentlich und läßt den Wert eines solchen Systems

sehr zweifelhaft erscheinen. Hier sollen jedenfalls die Tatsachen in den Vordergrund gestellt werden.

Schon vorher (S. 334) wurden die von Child an *Cerianthus* ausgeführten Versuche besprochen; sie sind noch in anderer Richtung fortgesetzt worden und führten hinsichtlich der Umgestaltung, Neubildung und Verlagerung gewisser Körperteile zum Ersatz des Verlorenen und Wiederherstellen des Ganzen zu sehr bemerkenswerten Ergebnissen. Wenn der doppelte Tentakelkranz von *Cerianthus* unter der Ansatzstelle durch einen queren Schnitt abgetrennt wird, so erfolgt seine Neubildung. Wird außerdem noch ein quer gerichteter Einschnitt etwas weiter nach unten, aber noch in der Höhe des Schlundrohrs geführt, so entsteht nicht nur am Oralende die neue Tentakelkrone, sondern es sprossen auch an der unteren Schnittstelle Tentakel im Halbkreis hervor (Fig. 196 *A*—*C*). Da der Schnitt bis in das Schlundrohr reichte, konnte sich auch eine zweite Mundöffnung bilden; um sie herum ist der ziemlich regelmäßig aus Rand- und Lippententakeln bestehende zweite Tentakelkranz aufgestellt. Noch deutlicher tritt dies bei den entsprechenden mit *Harenactis* ausgeführten Versuchen hervor (Fig. 197 *A*—*D*).

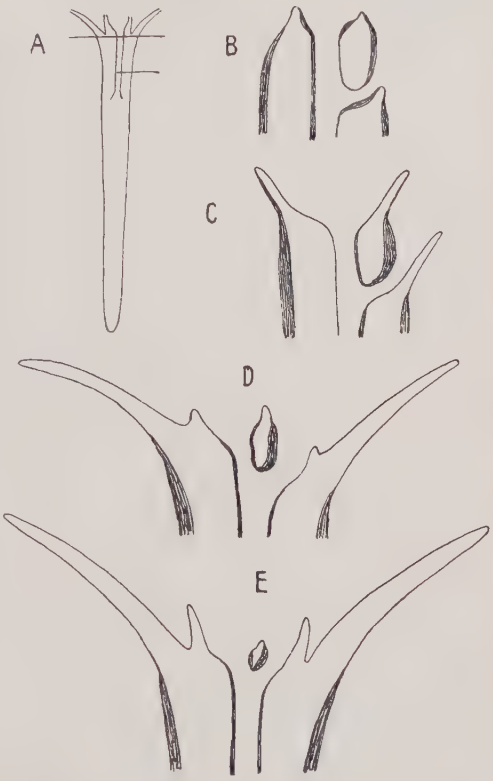


Fig. 196. *Cerianthus solitarius; A* die obere und untere Schnittführung durch Linien angedeutet, *B*—*E* Längsschnitte durch den oberen Körperteil, *B* und *C* Hervorknospen der Tentakel um die obere und untere Öffnung, sowie ihre Verlängerung, *D* die unteren Tentakel haben sich der oberen Mundöffnung genähert und sind in *E* schon ganz heraufgerückt. Das beide Öffnungen trennende Stück nimmt immer mehr an Umfang ab und die darauf stehenden Tentakel bilden sich allmählich zurück. *B* 8, *C* 13, *D* 19, *E* 20 Tage nach der Operation (nach C. M. Child)

Insoweit würde das Ergebnis dieser Versuche

interessieren, als es sich um Neubildungen am unrechten Ort, also um Heteromorphosen handelt, die wir später noch kennen lernen werden (Kap. 17); hier kommt jedoch das weitere Schicksal dieser Neubildungen in Frage. In dieser Beziehung konnte Child bei *Cerianthus* feststellen, daß die Doppelbildung wieder korrigiert und normalen Verhältnissen entgegengeführt wurde, indem der untere Tentakelkranz allmählich nach oben vorrückte (Fig. 196 *D* und Fig. 198) und durch Auseinanderweichen oder auch teilweise Rück-

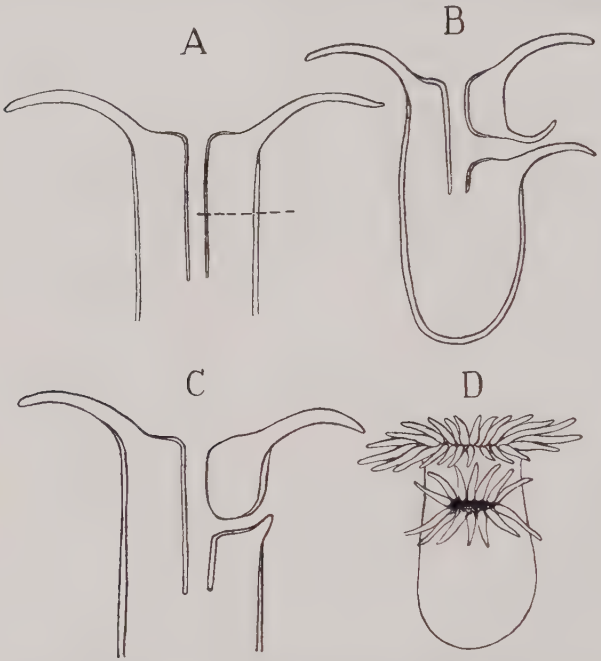


Fig. 197. *Harenactis attenuata*; *A* zeigt die Schnittführung, *B* und *C* Längsschnitte mit der oberen und unteren Mundöffnung, sowie mit den um die letztere sprossenden Tentakeln, *D* Oberflächenansicht mit den beiden Tentakelkränzen (nach C. M. Child)

bildung der oberen Tentakel mit diesen in gleiche Höhe zu liegen kam (Fig. 196 *E*). Wenn schließlich noch die trennenden Partien zwischen den beiden Mundöffnungen schwinden und dadurch eine einheitliche Öffnung hergestellt wird, gewinnt das Tier trotz seiner vorherigen stark abweichenden Beschaffenheit wieder ein ganz normales Aussehen. Wachstums- und Umgestaltungsvorgänge zusammen mit Neubildung von Material und gewissen, später noch zu besprechenden Reduktionsvorgängen haben die Wiederherstellung des Ganzen in einer der normalen Form ungefähr entsprechenden Ausgestaltung bewirkt.

Werden bei Hydroidpolypen z. B. bei *Tubularia* die Köpfchen abgeschnitten, so braucht die naheliegende Vermutung, daß sie ähnlich dem Knospungsvorgang durch Neubildung von Material ersetzt werden, nicht zuzutreffen, sondern die Bildung der Hydranthen kann durch Umformen und Verlagern von Zellen, also durch Umgestaltung der betr. Teile des Stammcönosarks erfolgen. Desgleichen beruht das darauf folgende Heraustreten der Hydranthen aus der Perisarkröhre auf Streckungsvorgängen der den Polypen benachbarten Stammteile, d. h. ebenfalls auf Formveränderungen und Verschiebungen des vor-

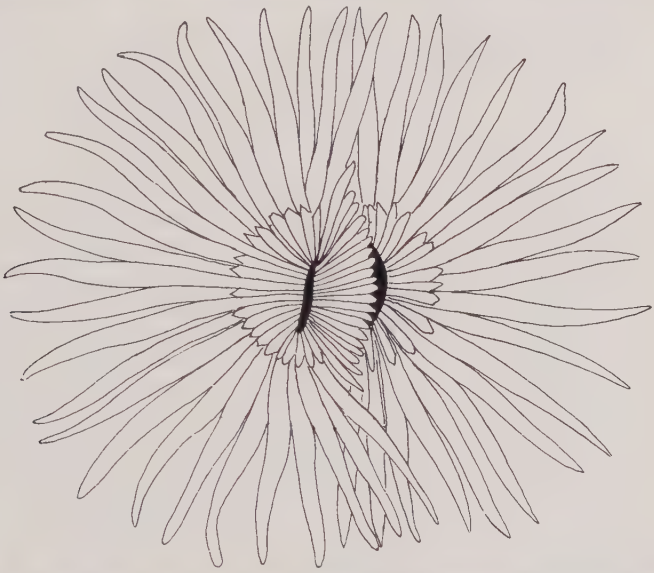


Fig. 198. Die obere und die noch etwas tiefer gelegene supplementäre Mundscheibe von *Cerianthus solitarius* von oben gesehen im Zustand von Fig. 197 *D*, 19 Tage nach der Operation (nach C. M. Child)

handenen Zellenmaterials (Driesch, Bickford, Stevens, Gast, Godlewski, Child). Daß zur endgültigen Durchführung des Vorgangs bis zur völligen Wiederherstellung der Gestalt schließlich Zellteilungen und damit eine Vermehrung des Zellenmaterials eintritt, wird nicht zu bezweifeln sein.

Zunächst ausschließlich auf derartigen Regulationsvorgängen beruhen die in sehr eingehender Weise an *Hydra* verfolgten Umgestaltungen. Von denjenigen, die ein aus dem Körper herausgeschnittenes Stück erfährt, war schon vorher die Rede (S. 180 Fig. 131). Solche Stücke werden, noch ehe die eigentlichen Neubildungen

auftreten, in einer für die Herstellung des Ganzen zweckdienlichen Weise umgestaltet. Bemerkenswert sind auch Regulationen, welche am Hauptstamm einer *Hydra* dann eintreten, wenn dieser seines Kopfes beraubt oder zum größten Teil entfernt wird. Dann erfolgen Umlagerungen zugunsten der sich stärker entwickelnden Knospe, wenn auch anscheinend das Hauptstück gegenüber der Knospe seine Selbständigkeit bewahrt (King, Kölitz).

Ungemein weitgehend sind die an abgetrennten Tentakeln sich vollziehenden Regulationsvorgänge. Einzeln isolierte oder Stücke

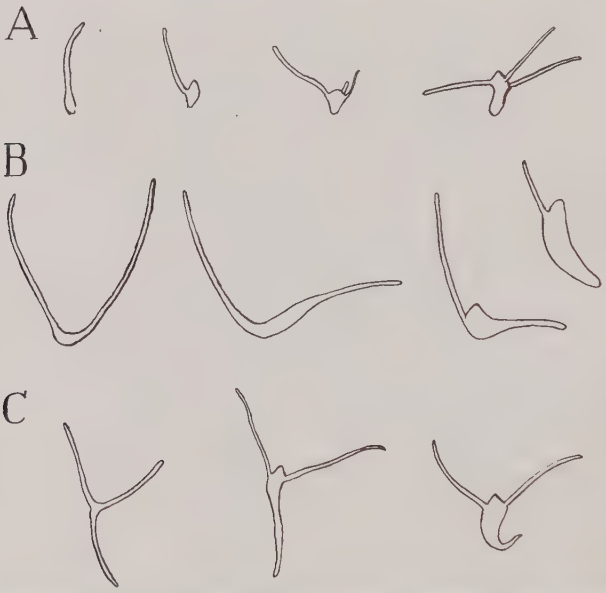


Fig. 199. Regeneration an isolierten Tentakeln von *Hydra; A* einzelner Tentakel mit Hypostomrest, *B* Umbildung zweier und *C* dreier Tentakel (nach W. Kölitz)

von Tentakeln der Hydroiden sind infolge ihrer starken Spezialisierung nicht in der Lage zu regenerieren und die fehlenden Körperteile zu ersetzen. Anders verhält es sich hingegen, wenn noch ein geringer Teil des Hypostoms damit verbunden ist, wie sich dies am besten an zwei im Zusammenhang miteinander vom Körper abgelösten Tentakeln beobachten läßt. Solche aus zwei oder mehreren Tentakeln bestehende Teilstücke sind befähigt, das fehlende zu ersetzen, wie dies auch für einen einzelnen Tentakel mit anhängendem Hypostomrest gilt (Fig. 199 *A*). Durch Verschiebung des Zellenmaterials beider Keimblätter verstärkt sich die Verdickung an der Basis des Tentakels und dieser Teil formt sich allmählich zum

neuen, wenn auch sehr kleinen Körper um, an dem kleine Tentakelknospen hervorsprossen und weiter auswachsen (Fig. 199 *A*).

Besteht das Teilstück aus zwei Tentakeln, so kann der eine von ihnen zur Verstärkung des Hypostomstückes in dieses einbezogen werden, um dadurch zur weiteren Körperausbildung zu dienen (Fig. 199 *B*) und ähnliche Regulationsvorgänge spielen sich beim Vorhandensein von drei oder mehr Tentakeln ab (Fig. 199 *C*). Wie die äußeren Umgestaltungen des Körpers müssen die im Innern sich vollziehenden Umlagerungen und Umformungen des Zellenmaterials dabei sehr weitgehende sein (Peebles, Rand, Kölitz). Es sei erwähnt, daß in allen diesen Fällen (nach den von Dr. K. Tripp im hiesigen Zoolog. Institut angestellten Versuchen) niemals eine Fußscheibe gebildet wird.

In hohem Maße ist das Regulationsvermögen bei den Planarien entwickelt. Es wurde schon vorher gezeigt, welche weitgehende Umformung die aus dem Körper herausgeschnittenen Stücke bei der Wiederherstellung des Ganzen erfahren (Fig. 195 S. 345). Die von Child und anderen Forschern unter recht verschiedenen Gesichtspunkten an dendrocoelen und rhabdocoelen Turbellarien (*Planaria, Polycelis, Leptoplana, Cestoplana, Polychoerus, Stenostomum* u. a.) angestellten, besonders von Child in der mannigfachsten Weise modifizierten Versuche lassen erkennen, wie verschiedenartig die Regulationsfähigkeit bei den einzelnen Arten, sowie in den Körperregionen und unter gewissen äußeren Bedingungen zu Tage tritt.

Von der damit verbundenen Verlagerung einzelner Teile, um sie der neuen Form anzupassen, war ebenfalls schon vorher die Rede, z. B. von der Verschiebung des Pharynx (S. 341). Dabei wird es kaum zu umgehen sein, daß manche Organe umgebildet und zum Teil sogar zurückgebildet und durch neue ersetzt werden. Nach Bardeen sollte dies für den Planarienpharynx gelten, der, weil für das betreffende Teilstück zu groß, durch einen dafür passenden kleinen Pharynx ersetzt wurde, wogegen Steinmann allerdings einwendet, daß ihm ein solcher Vorgang trotz seiner ausgedehnten Versuche niemals zu Gesicht kam.

Bemerkenswert sind die Umwandlungen, die sich bei den Regulationsversuchen an den Augen erzielen ließen. Sie bestehen in recht verschiedenartigen Verlagerungen, Verschmelzungen und Trennungen, wodurch sehr eigenartige einäugige und andere Formen zustande kommen (Child 1921, Goetsch 1921 und 1925). Bei der vieläugigen *Polycelis nigra* liegen die Augen am Körperrand von vorn bis etwa zum Rüsselanfang. Durch geeignete Versuchsanordnung

lassen sich darin Änderungen in Form einer Verschiebung nach vorn und hinten erzielen, indem die Augen um den ganzen Körperrand der betreffenden Teilstücke bis hinten hin verlaufen oder nach vorn zusammengeschoben werden. Später können dann Regulationen dieser unregelmäßigen Augenstellung eintreten (E. Keil 1924). An den von Child (1921) bei *Planaria dorotocephala* erzielten abnorm langen, zunächst augenlosen Vorderenden tritt später doch noch ein unpaares Medianauge auf. Es ist anzunehmen, daß derartige und andere durch den Regenerationsverlauf hervorgerufene Mißbildungen unter der Voraussetzung genügend langen Lebens dieser Tiere im Lauf der Zeit noch eine Regulation erfahren können. Dasselbe gilt von dem erwähnten ungewöhnlichen Verlängern oder anderen Umgestaltungen, die sich bei den Versuchen Childs (1915 und 1921) an *Planaria dorotocephala* und *Pl. velata* ergaben.

In solchen Teilstücken, welche aus sich heraus ein neues Individuum zu bilden vermögen, vollziehen sich jedenfalls regulatorische Transformationen weitgehendster und verschiedenster Art. Es liegt in der Natur der Sache, daß damit auch Neubildungen verbunden sind und solcher mußte im Zusammenhang mit den vorstehend besprochenen Regulationserscheinungen bereits mehrfach gedacht werden. Im Gegensatz zur Morphallaxis hat man die Neubildung („Sprossung") von Zellmaterial „Epimorphosis" (Morgan) oder „Neomorphosis" genannt, obgleich die letztere Bezeichnung auch in anderem Sinn, nämlich für Neubildungen am unrechten Ort verwendet wird. Auch von Reduktionen mußte schon mehrfach gesprochen werden, obwohl diese erst nachher behandelt werden sollen. Alle diese Vorgänge greifen ineinander und die Natur bedient sich ihrer da, wo es notwendig erscheint.

Die mit Neubildung von Material verbundenen „Wiederherstellungsregulationen" pflegt man mit Driesch als „Restitutionen" zu bezeichnen. Sie seien noch durch ein weiteres Beispiel aus der Regeneration der Planarien erläutert, welches gleichzeitig das Regulationsvermögen der Teilstücke aus verschiedenen Körpergegenden erkennen läßt. Man konnte solche Teilstücke aus ein und demselben Tier herstellen (Fig. 200) und damit zeigen, wie verschieden die Restitution je nach der Art des Eingriffs, dem Umfang der verlorenen Teile und der Körperregion erfolgt, welcher das regenerierende Teilstück angehört. Wie aus dem hier gewählten Beispiel (Fig. 200) ergibt sich dies auch aus den schon früher beschriebenen Operationen (Fig. 127—129 S. 175).

Neubildungen erfolgen auch in Verbindung mit jenen weitgehenden Regulationen, die wir besonders von den Planarien und Cnidariern kennen lernten (Fig. 195—199). Es sei nur an die Bildung neuer Tentakel bei *Cerianthus* und *Harenactis* (Fig. 196 bis 198) erinnert oder an das Auftreten der Tentakelknospen und deren weiteres Auswachsen an den Hypostomresten isolierter Tentakel der *Hydra* (Fig. 199). Andere Vorgänge dieser Art werden uns im Lauf der weiteren Betrachtungen noch wiederholt entgegentreten.

Bei den Regulationen und Restitutionen kann es sich um solche handeln, bei denen diese Vorgänge an verhältnismäßig wenig umfangreichen Teilstücken des Körpers erfolgen und zur Herstellung des Ganzen führen und solche lernten wir bei einigen der zuletzt besprochenen Beispiele kennen (Fig. 199 und 200). Die Umgestaltungen brauchen sich aber auch nur auf einen ziemlich geringen Teil des Körpers zu beziehen, wofür die Arthropoden-Extremitäten besonders geeignete Beispiele liefern. Diese betreffen recht verschiedene Körperanhänge, wie die Antennen, Beine und Flügel der Insekten und anderer Gliedertiere. Beim Entfernen eines oder einiger Fühlerglieder bei Collembolen *(Tomocerus, Orchesella)* werden die Glieder nur teilweise neugebildet, im übrigen aber durch Strecken der vorhandenen Glieder ersetzt. Ebenso kann das Fehlen von Fußgliedern durch Strecken der vorhanden gebliebenen ausgeglichen werden. Ähnlich werden Defekte der Insektenflügel durch Ausbreiten der benachbarten Teile geschlossen. Beim Durchschneiden des Hüftgliedes eines Beines der ägyptischen Gottesanbeterin *(Sphodromantis bioculata)* stellte Przibram (1906) fest, daß keine Regeneration durch Hervorsprossen neuen Materials stattfindet, sondern nur eine „zapfenförmige Zurundung" des Stumpfes und dessen Umformung zu einem verkleinerten Hüftglied erfolgt. Indem sich das weitere Wachstum und die Differenzierung im Hüftglied

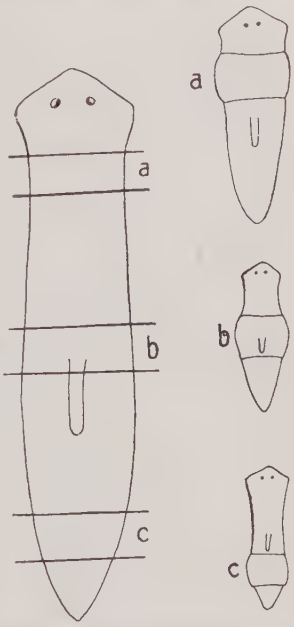


Fig. 200. Planaria mit den vorn, in der Mitte und hinten herausgeschnittenen, in Regeneration befindlichen Stücken (nach Th. Morgan und C. M. Child)

an die jetzt gegebenen Proportionen hält, kommt eine verkleinerte Ganzbildung zustande. In solchen Fällen hat man es mit einfachen Regulationen zu tun, doch wurde vorher gezeigt, daß diese durch anschließende Neubildung von Gewebe in eine Restitution übergehen kann.

3. Regulations- und Restitutionsvorgänge an Pflanzen

Vorgänge wie die in den vorhergehenden Abschnitten von den Tieren besprochenen lassen sich mit jenen am Pflanzenkörper vergleichen, die durch experimentelle Eingriffe hervorgerufen zu Form- und Strukturveränderungen einzelner Teile führen. Ein sehr geeignetes Beispiel dafür bietet das stärkere Ergrünen infolge der Vermehrung des Assimilationsgewebes und das Auftreten von Spaltöffnungen am Blattstiel von *Robinia pseudacacia* nach Entfernen der Fiederblättchen. Der Stengel neigt überhaupt dazu, bis zu einem gewissen Grad die Funktion der von ihm entfernten Blätter durch Verstärkung des Chlorophyllgehalts, Vermehrung der Spaltöffnungen und entsprechende Regulierung der Stoffleitung bzw. strukturelle Abänderung der dafür nötigen Organe zu übernehmen. Das kann auch in anderer Weise geschehen, z. B. durch die Bildung von speichernden Organen an Stellen, wo sie sonst nicht vorkommen und die damit verbundenen starken Veränderungen im Bau der betreffenden Teile, wie sie besonders durch Vöchtings erfolgreiche Versuche erwiesen wurden.

Die Versuche gingen darauf hinaus, bei knollenbildenden Gewächsen, derartige Gebilde an solchen Stellen hervorzurufen, an denen sie sonst nicht auftreten. Dies ließ sich durch die Unterdrückung der typischen Stengelknollen bei *Helianthus tuberosus* ausführen, worauf atypische Wurzelanschwellungen mit speichernder Funktion entstanden. Bei der Kartoffel können durch geeignetes Einpflanzen und Verdunkeln des unteren Stengelteils, aber auch wenn er sich im Licht befindet, an seinen basalen seitlichen Ausläufern Knollen erzeugt werden. Sogar an Laubsprossen ist dies möglich, wenn die Pflanzen aus solchen Stecklingen gezogen werden, welche zwar Wurzeln, aber infolge des Mangels von Knospen im Boden keine Knollen zu bilden vermögen (Fig. 201). Fernerhin gelang es Vöchting bei verschiedenen anderen Pflanzen Knollen an solchen Stellen hervorzurufen, an denen sie sonst nicht gebildet werden, z. B. bei *Oxalis crassicaulis*, die ihre Knollen sonst unterirdisch an Rhizomen trägt, nach Entfernen des Scheitels und der Achsel-

sproßanlagen der oberirdischen Ausläufer in deren Internodien und sogar an den Blättern, an welchen letzteren auf diese Weise Knollen von ganz ungewöhnlicher und eigenartiger Form erzeugt wurden.

Die Übertragung bestimmter Funktionen auf Teile, welche diese bisher nicht ausübten, so derjenigen der Stengelknollen auf die Wurzeln bei *Helianthus* oder auf die Blätter bei *Oxalis*, wird natür-

Fig. 201. Kartoffelpflanze mit Knollen an den oberirdischen Stengelteilen, aus einem Steckling gezogen, der aus Mangel an Knospen im Boden keine Knollen bilden konnte (nach Vöchting)

licherweise nicht nur jene gestaltlichen Veränderungen zur Folge haben, die sich als Verdickungen und Anschwellungen äußern, sondern es finden recht weitgehende Abänderungen der Struktur statt. Die Neubildung von Zellen spielt dabei eine große Rolle; ganz besondere Gewebsformen treten auf, so daß gewiß starke Umbildungen des vorhandenen Zellenmaterials erfolgt sein müssen und zwar anscheinend eines Zellenmaterials, das bereits in anderer Richtung differenziert war.

Das letztere Verhalten tritt auch bei der Umwandlung anderer Pflanzenteile zur Ausübung einer ihnen für gewöhnlich nicht zukommenden Funktion ein, wofür die Einschaltung des Blattstiels als wirklicher Stengel in das Verzweigungssystem der Pflanze ein gutes Beispiel liefert (Winkler 1907). Dieses Ergebnis läßt sich an solchen Pflanzen erzielen, deren Blätter Sprosse hervorbringen (Kap. 2, Fig. 27—32 S. 48ff.), obwohl sich nach Winklers ausgedehnten Versuchen durchaus nicht alle dazu eignen. Mit wünschenswerter Vollkommenheit gelingt die Einschaltung bei *Torenia asiatica*, indem sich der Stiel des isolierten Blattes bewurzelt und an diesem Sprößlinge hervorknospen, von denen sich nur einige wenige oder nur ein einziger kräftig weiter entwickeln. So lassen sich Sprößlinge von 30 bis 40 cm Höhe mit vielen Blättern und Blüten an Haupt- und Seitenachsen erzielen, bei denen das Blatt als Achsenteil Verwendung fand. „Die Ansprüche, die an die Gewebe des Blattstieles dann gestellt werden, wenn er an Stelle einer einzigen Lamina ein relativ mächtiges Sproßsystem mit Dutzenden von wohlentwickelten Blättern, Blüten und Früchten zu tragen hat, sind in mehr als einer Hinsicht dem normalen Zustand gegenüber so wesentlich verändert, daß man ohne weiteres den geänderten Ansprüchen parallel gehende strukturelle Änderungen im Blattstiel erwarten muß". Zu ermöglichen sind diese dadurch, daß durch Um- und Neubildung von Zellen Material für diejenigen Teile geliefert wird, durch deren Aufbau sowohl den nunmehrigen mechanischen Anforderungen wie denen der Stoffleitung Genüge geleistet wird. Parenchymzellen sollen dabei zu Kambiumzellen umgewandelt werden und es wird ein Kambiumring gebildet, der seinerseits die für die Umbildung zum Stengel nötigen Bestandteile zu liefern hat. So entsteht aus dem Blattstiel ein Stengel, der diesem nicht nur in funktioneller Hinsicht, sondern im wesentlichen auch in seinem inneren Aufbau entspricht.

Die morphologische und physiologische Umwandlung des aufgerichteten, den Steckling tragenden Blattstiels in einen Stengel durch Ausbildung eines geschlossenen Holzrings, also die gleichen tiefgreifenden Veränderungen an einem ausgewachsenen Pflanzenteil erzielte Th. Löhr (1909) bei Blattstielpfropfungen an *Achyranthes* (Gattung der Amarantaceen).

Nicht eigentlich hierher gehörend und daher an anderer Stelle zu behandeln (Kap. 14 S. 393) ist der Ersatz verloren gegangener (dekapitierter) Hauptsprosse durch Seitensprosse. Insofern aber beim Versuch des Aufrichtens eines Seitensprosses nicht nur dessen äußere

Gestalt, sondern auch die innere Struktur eine Veränderung erfährt, reiht sich diese Erscheinung dennoch den soeben besprochenen Vorgängen an. Dafür ist ein von Goebel (1908) beschriebener Fall besonders kennzeichnend, bei dem es sich um eine Araucarie handelt, die ihren Gipfel verloren und ersetzt hatte. Trotzdem war die Mehrzahl der Seitensprosse an der Spitze zu der radiären Verzweigung übergegangen, die sonst den Gipfelsproß (gegenüber der zweizeiligen Verzweigung der Seitensprosse) auszeichnet. Keiner der Seitenzweige hatte sich jedoch in die Verlängerung der Hauptachse gestellt, sondern es war nur eine geringe Aufwärtskrümmung ihrer Spitzen eingetreten. Natürlich muß eine derartige Gestaltsveränderung mit Abänderungen in der Lage und Form der inneren Teile verbunden

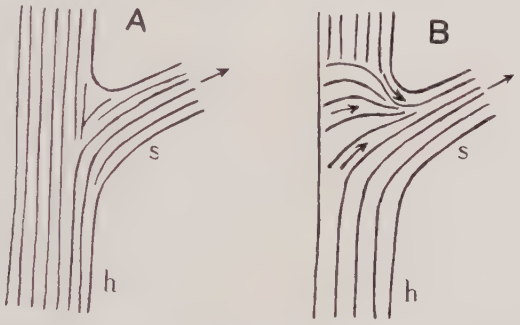


Fig. 202. *A* Holzfaserverlauf beim Übergang aus dem Haupttrieb (*h*) in den Seitenzweig (*s*) der Linde (*Tilia*); *B* Verlagerung der Fasern nach Entfernen der Spitze des Haupttriebes durch Abbiegen zum Seitenzweig um 45 bis 50° zum Gewinnen des Anschlusses an letzteren (nach Neeff)

sein. Besonders sind es Zellumlagerungen im Kambium, die dabei in Betracht kommen und zu Umgestaltungen der daraus hervorgehenden Leitungsbahnen, Holzfasern usw. führen. Gerade für die Holzfasern läßt sich die Umlagerung nach Verlust des Gipfels und dessen Ersatz durch einen Seitenzweig besonders gut zeigen (Fig. 202). Unter hauptsächlicher Beteiligung des Kambiums erfolgt eine Neubildung der Fasern, die aus dem vorherigen Längsverlauf in eine dazu geneigte oder vertikale Richtung je nach der Notwendigkeit der Einstellung des Ersatzzweiges übergehen (Neeff). Näheres hierüber findet man in den Arbeiten von Neeff (1914 und 1922), welche diese und ähnliche Fragen behandeln, wie auch Vöchting (1908 und 1918) in seinem großen Werk über die experimentelle Pflanzenanatomie und Pathologie dem inneren Aufbau der Teile eine eingehende Untersuchung widmete.

Inwiefern die äußere und innere Umgestaltung der betr. Teile auf einer tatsächlichen Umarbeitung vorhandenen Zellenmaterials oder auf einer von Zellenreservaten ausgehenden Neubildung beruht, bedarf im einzelnen Fall einer genaueren Feststellung. Soweit ein gleichzeitiges Wachstum der umzubildenden Teile in Frage kommt, und das wird in der Mehrzahl der Fälle zutreffen, ergibt sich die den veränderten Bedingungen anzupassende Umordnung bei der Neubildung des Zellenmaterials von selbst. Die Bildungsvorgänge arbeiten ineinander und zeitigen das für den weiteren Fortbestand und das Gedeihen der Pflanze nötige Ergebnis.

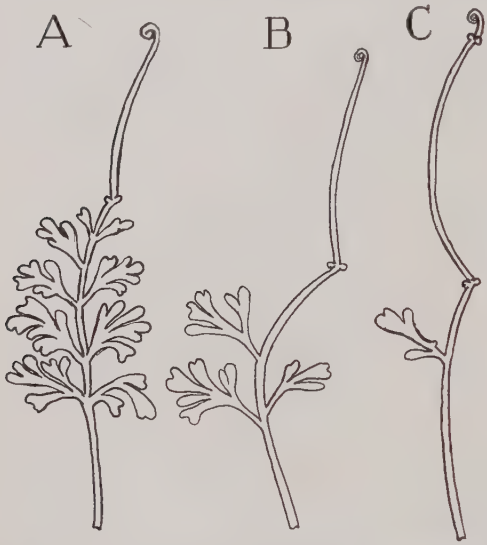


Fig. 203. *A*—*C* Ausläuferblätter von *Asplenium obtusilobum* mit mehr oder weniger Fiederblättchen, an der Spitze fiederlos weiter wachsend (nach Kupper)

Umwandlungen bestimmter Pflanzenteile können im Lauf der gewöhnlichen Vegetationsperiode eintreten, wenn es die Lebensbedingungen der Pflanze erfordern. So geht der kleine Farn *Asplenium obtusilobum* außer der Vermehrung durch lange, knospenbildende Ausläufer noch zu einer ganz besonderen Form der vegetativen Vermehrung über, indem seine gefiederten Blätter teilweise oder beinahe gänzlich die Fiederung aufgeben und auf diese Weise zu „Ausläuferblättern“ werden (Fig. 203 *A*—*C*). Diese kommen für die Assimilation kaum und für die Sporenbildung überhaupt nicht mehr in Betracht, sondern neigen sich zur Erde, wenn sie lang genug geworden sind, wo die von ihnen erzeugten Knospen Wurzeln schlagen und ähnlich wie die von den echten Ausläufern hervorgebrachten Knospen neue Pflänzchen liefern (Goebel 1902, Kupper 1906). — Überdies konnte die Ausbildung von Ausläuferblättern auch auf experimentellem Wege, nämlich dadurch erzielt werden, daß die Spitze eines Ausläuferblattes abgeschnitten wurde. Dann entwickelt sich das erste Blatt der jüngsten Knospe nicht, wie

es sonst stets geschieht, zu einem Fiederblatt, sondern zu einem fiederlosen oder nur wenig gefiederten Ausläuferblatt. Hier handelt es sich freilich weniger um eine Umbildung als um eine von der Knospenanlage ausgehende Neubildung. Die wohl ebenfalls zu erzielende Rückverwandlung des Ausläuferblattes in ein gewöhnliches Fiederblatt hat Kupper nicht verfolgt; er weist nur auf derartige mit Erfolg ausgeführte Versuche der Umwandlung modifizierter in normale Laubblätter hin (Goebel). Eine eingehende Behandlung erfahren diese und ähnliche Vorgänge bei Ungerer (1919).

Hier kommen vor allen Dingen die Umwandlungen in Betracht, die sich an bereits ausgebildeten Pflanzenteilen vollziehen. In der Hauptsache als eine Stellungsänderung erscheint die Regulation, die an den mehrteiligen Blättern der Lupine oder des Klees bei frühzeitiger Entfernung eines Blattfingers in der Weise erfolgt, daß die erhalten gebliebenen Blättchen eine Verschiebung erfahren, durch welche die normale Blattform ungefähr wieder hergestellt wird (Zeleny 1905). — Ebenfalls als eine Umwandlung ausgebildeter Pflanzenteile erscheint das von H. Winkler beobachtete Verhalten eines Blütenköpfchens von *Chrysanthemum frutescens*, das sich zunächst ganz in der gewöhnlichen Weise entwickelte. Während aber sonst nach der Befruchtung und im Lauf der Samenbildung die Blüten vertrocknen und abgestoßen werden, blieben Krone und Griffel dieser Blüte nicht nur frisch, sondern sie begannen von neuem zu wachsen und sich unter Ergrünen sowohl hinsichtlich ihrer äußeren Form wie ihres inneren Baues in Laubblätter umzuwandeln (Fig. 204).

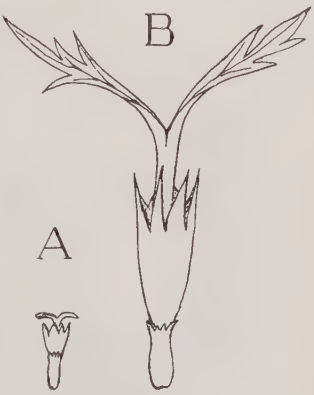


Fig. 204
A gewöhnliche, *B* nachträglich umgewandelte Scheibenblüte von *Chrysanthemum frutescens* (nach H. Winkler)

Blütenstände, die für gewöhnlich keine regulative Weiterbildung durchmachen, können dazu auf experimentellem Wege veranlaßt werden, wie aus den bekannten, von Klebs und Goebel ausgeführten Versuchen zu entnehmen ist. Von den an verschiedenen Pflanzen (*Veronica*, *Myosotis* u. a.) unternommenen Versuchen sind die an *Veronica chamaedris* besonders lehrreich. Abgeschnittene, in geeigneter Weise (unter dem Einfluß feuchtwarmer Luft und bei ver-

Fig. 205

Fig. 206

Fig. 205. Trieb von *Veronica chamaedris* mit zwei Blütenständen (nach G. Klebs)

Fig. 206. Ein als Steckling gezogener Blütenstand von *Veronica chamaedris* im Übergang zum vegetativen Sproß; in den Achseln der an Größe zunehmenden Hochblätter entstandenen Seitenzweige (nach G. Klebs)

hältnismäßig geringer Belichtung) gezogene junge Blütenstände entwickeln sich nicht als solche weiter, sondern erfahren vielmehr eine Verwandlung in Laubtriebe, von denen sich jene in der Art ihres Wachstums und der Verzweigung, in Form, Größe und Stellung der Blätter, in der Behaarung usw. wesentlich unterschieden (Fig. 205). Diese Unterschiede verwischen sich zugunsten des Laubsproßcharakters; die Hochblätter werden allmählich immer größer und den Laubblättern ähnlicher; aus ihren Achseln sprossen Zweige hervor, wodurch sich der frühere Blütenstand mehr und mehr dem Laubtrieb annähert (Fig. 206).

Die Überführung von Inflorescenzen in Zustände mehr vegetativen Charakters, in denen Merkmale an ihnen hervorgerufen werden, die sonst den Laubsprossen zukommen, vermochten Klebs und Goebel auch bei einer Reihe anderer, recht verschiedenartiger Pflanzen zu erzielen. Desgleichen konnten die Blüten selbst durch Anwendung geeigneter Kulturbedingungen stark abgeändert werden, indem ihre einzelnen Bestandteile (Kelch-, Blumen-, Staub- und Fruchtblätter) in Zahl, Größe und Gestalt reduziert oder sonstwie modifiziert und nach Möglichkeit ineinander übergeführt wurden.

Ähnliches gilt für andere Pflanzenteile. An das Vorhergehende anschließend sei erwähnt, daß der seines Kopfes beraubte Blütenstengel von *Allium cepa* nicht zugrunde geht, sondern stärker ergrünt, sich bauchig erweitert und dadurch eine mehr blattähnliche Gestalt annimmt (Lakon 1913). Bei *Prunus spinosus* können sich nach dem Entfernen eines Langsprosses zurückgebliebene Dornanlagen zu Langsprossen ausbilden. Bei Erbsen lassen sich die Anlagen von Blattranken durch Entfernen der Blätter zu Laubsprossen umwandeln. Rhizome von *Yucca* und anderen Pflanzen, z. B. Kartoffeln, können als Laubsprosse weiter wachsen, wenn diese abgeschnitten werden (Vöchting, Goebel). Die Beispiele ließen sich noch erheblich vermehren und finden sich in den Arbeiten der zuletzt genannten wie anderer Autoren. Stets wird aber dabei zu beachten sein, inwieweit es sich um etwaige Entdifferenzierung und Umwandlung vorhandenen Materials oder um Neubildung von solchem aus indifferenten Anlagen handelt.

13. Kapitel

Reduktion und Restitution

1. Regulatorische Reduktionen

Die im vorhergehenden Kapitel behandelten Umgestaltungen, Verlagerungen und Neubildungen bringen es mit sich, daß in Verbindung mit diesen Vorgängen mehr oder weniger weitgehende Veränderungen in der Beschaffenheit des dabei verwendeten Zellenmaterials vor sich gehen. Ohne solche werden sich die Regulationen und Restitutionen zum großen Teil gar nicht bewerkstelligen lassen. Aus einigen der vorher gewählten Beispiele ergibt sich dies ohne weiteres. Wenn das winzige, an dem isolierten Polypententakel haftende Hypostomstück sich zum Körper umgestaltet oder ein zweiter Tentakel durch allmähliches Umformen bei der Körperbildung verwendet wird (Fig. 199 *A* und *B*), so ist dies nur unter starker Verschiebung und Umarbeitung des beteiligten Zellenmaterials durchführbar. Doch bleibt es dabei nicht, sondern die neu auszubildenden Teile müssen sich notgedrungen auf Kosten der vorhandenen bilden, die dadurch teilweise dem Untergang verfallen.

Solche auf experimentellem Weg hervorgerufene regulatorische Reduktionen ergaben sich aus den bekannten Versuchen Drieschs an Hydroidpolypen. Wurde durch Entnahme bestimmter Partien am Körper eine Störung des Verhältnisses der Teile zu einander bewirkt, so gelangten zu gunsten der Neubildungen einzelne Körperteile wie Tentakel, aber auch ganze Polypen und Partien des Stammes zur Rückbildung, um das für die Wiederherstellung des Ganzen nötige Verhältnis zu schaffen. Derartige „Restitutionen durch Destruktion", wie sie Driesch nennt, dürften nach seinen eigenen wie den Versuchen anderer Forscher (E. B. Wilson, Morgan, Child, Gast, Godlewski und H. V. Wilson 1923) bei diesen niederstehenden Metazoen nichts seltenes sein. Wilson beobachtete die Rückbildung verschiedenartiger Individuen von Hydroidenstöcken, besonders von Polypen bis zur einfachsten *Planula*-ähnlichen Beschaffenheit, wie

wir sie bei der Reduktion infolge Hungerwirkung noch kennen lernen werden (S. 379). Solche Reduktionen konnten auch bei den an Anthozoen ausgeführten Versuchen festgestellt werden und wurden zum Teil schon vorher erwähnt.

Beim Hinaufschieben und Einrücken der supplementaren Tentakelkrone in die endständige Lage erfolgt sowohl eine Rückbildung von Tentakeln wie zwischenliegender Körperpartien bei *Cerianthus* und *Harenactis* (nach C. M. Child Fig. 196—198 S. 347 ff.). In diesen wie in anderen Fällen wird die Rückkehr zur normalen Gestalt durch die regulatorischen Reduktionsprozesse sehr befördert, oder erst ermöglicht. Die hauptsächlich durch Wachstumsvorgänge bewirkten Lageveränderungen ungeeignet orientierter Regenerate und ihre Einstellung in die richtige Lage (S. 336 ff.) vollziehen sich zum nicht unbeträchtlichen Teil unter Zuhilfenahme von mehr oder weniger umfangreichen Reduktionen. E. B. Wilson beobachtete bei der Regeneration von *Renilla*, wie nicht nur die Tentakel ihre Fiederchen verloren und stark (bis auf bloße Stummel) verkürzt wurden, sondern auch der ganze Körper einer bedeutenden Reduktion unterlag. Die Ausbildung neuer Teile geschieht hier zweifelsohne auf Kosten und durch Rückbildung bereits vorhandener Gewebe und Organe.

Nach dem Vorstehenden braucht kaum erwähnt zu werden, daß solche Körperteile, die zwar bei der Verletzung des Körpers erhalten blieben, aber von dieser doch irgendwie in Mitleidenschaft gezogen waren, vielleicht auch, weil sie nicht mehr richtig ernährt wurden oder bei der nunmehrigen Neubildung der Teile keine rechte Verwendung finden konnten, zur nachträglichen Rückbildung gelangen. Außerdem kann es der Aufbau eines Regenerats und seine Einfügung in die gesammte Körperorganisation mit sich bringen daß Zellenmaterial gebildet wird, welches für die Dauer ungeeignet ist und deshalb wieder entfernt werden muß, wofür die von J. Nusbaum bei der Schwanzregeneration der Knochenfische gemachten Feststellungen ein geeignetes Beispiel liefern. Abgesehen von den mit der Reparation verbundenen Destruktionsprozessen, wie sie sich bei der Neubildung von Epidermis, Muskulatur, Chorda usw. äußern, findet bei der Bildung dieser Organe und besonders des Skeletts eine Überproduktion des Zellenmaterials statt, das mit der fortschreitenden Ausbildung der betreffenden Körperteile einer allmählichen Degeneration verfällt.

Ob die von Bardeen beschriebene, schon vorher (S. 351) erwähnte Zerstörung des alten, im regenerierenden Teilstück un-

passenden Pharynx und seine Ersetzung durch einen neuen stichhaltig ist, muß (nach Steinmanns Äußerungen über dieses Verhalten) zweifelhaft erscheinen. Aber Reduktionserscheinungen und zwar in recht weitgehendem Maße, kommen allerdings bei den Turbellarien

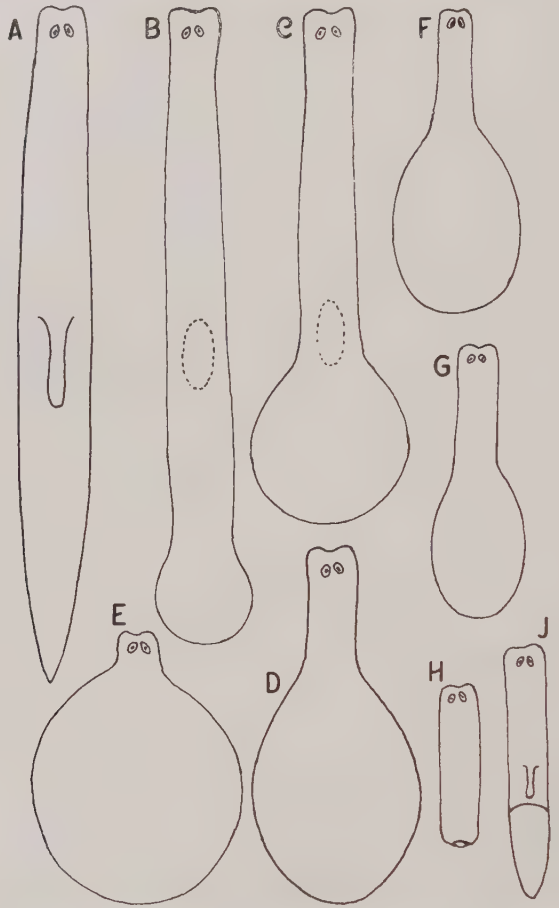


Fig. 207. *A Planaria relata*, *B—D* mit Verbreiterung des Hinterendes, die sich schließlich auf den Vorderkörper erstreckt (*D* und *E*), *F* und *G* in Umbildung begriffene Tiere, *H* Vorderstück ohne Hinterteil, *J* dessen Regeneration (nach M. C. Child)

vor. Bekannt sind nach dieser Richtung aus Childs früheren Untersuchungen die ungemein starken Reduktionen, welche durch Anbringen von Verletzungen an den Teilungsketten von *Stenostomum* hervorgerufen werden können. Diese regulatorischen Zerstörungen betreffen ganze Individuen der Kette, die zugunsten eines Indi-

viduums zurückgebildet werden. Auch diese Reduktionen können mit fortschreitenden Neubildungsvorgängen verbunden sein.

Bei *Planaria velata* beobachtete Child (1915) ein höchst eigentümliches Verhalten. Für gewöhnlich erfahren diese Planarien durch Zerlegen in Teilstücke, verbunden mit deren Encystierung, eine Art Verjüngung, die ihnen eine Wiederholung ihres Lebensganges gestattet. Diejenigen Individuen jedoch, die dazu nicht gelangen können, machen nach Child recht sonderbare, zum Teil schon äußerlich am Körper wahrnehmbare Veränderungen durch. Indem die Tiere die Nahrungsaufnahme einstellen, wird ihr Mundapparat zurückgebildet und kein neuer tritt an seine Stelle. Das Hinterende erfährt eine Verbreiterung, die allmählich an Umfang zunimmt (Fig. 207 *B* und *C*); das verbreiterte Hinterende wird gänzlich inaktiv und scheint, wenn es immer umfangreicher wird (Fig. 207 *D*), als beinahe leblose Masse von dem beweglicheren Vorderende mitgeschleppt zu werden. Wenn die Anschwellung sich noch weiter fortsetzt und schließlich nur noch der Kopf frei bleibt, dann verfallen die Tiere einem Auflösungsprozeß und gehen daran zugrunde. Allerdings kann die runde Masse, ehe es so weit kommt, auch vom Körper abgestoßen werden, so daß der vordere Teil erhalten bleibt und durch Reparation ergänzt wird (Fig. 207 *H* und *J*). Zu dem einen wie zum anderen braucht es jedoch nicht zu kommen, sondern wenn im Inneren rechtzeitig Umarbeitungsvorgänge einsetzen, kann die Anschwellung allmählich wieder schwinden und der hintere Körperteil kann wieder in den vorderen, lebenskräftiger gebliebenen einbezogen werden (Fig. 207 *F* und *G*). Dadurch nimmt das Tier im Verlauf von 1—2 Monaten seine frühere normale Gestalt wieder an. Mit dem geschwundenen Pharyngealapparat erfahren auch die übrigen Organe ihre Wiederherstellung.

In dem vorhergehenden wie in dem noch zu besprechenden Fall muß eine weitgehende Umarbeitung von Material im Körperinnern und dessen Verwendung zugunsten der neuen Teile stattfinden. Im letzteren Fall treten die Reduktionserscheinungen wieder als Folge von Verletzungen auf. Die Versuche wurden an einem polychaeten Anneliden *Ophryotrocha puerilis* angestellt (Przibram, Czwikiltzer). Dieser Ringelwurm besitzt an jedem Körperring ein Paar Fußstummel mit Borsten, am Kopf fühlerartige Cirrhen, sowie Augen und Wimperringe; der Kieferapparat ist stark ausgebildet; auch am Hinterende sind Cirrhen vorhanden (Fig. 208 *A* und *B*). Wird der Wurm verletzt, z. B. durch Wegnahme eines oder mehrerer vorderen Segmente, so können eigenartige Degenerationsvorgänge

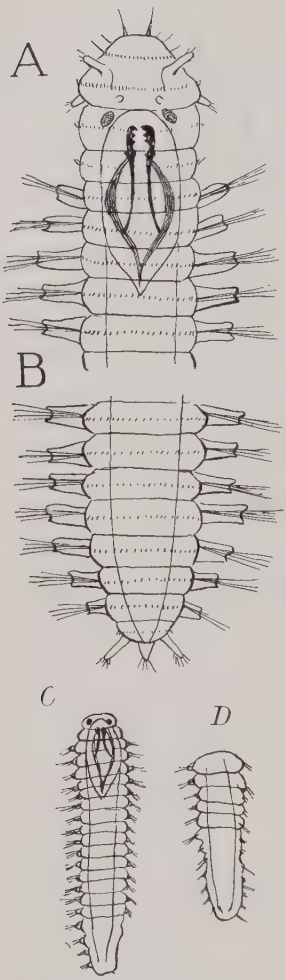


Fig. 208. *A* und *B* Vorder- und Hinterende von *Ophryotrocha puerilis*, *C* und *D* nach Verletzung in Degeneration begriffene Tiere, deren Fußstummel und Borsten besonders auf der rechten Seite in Rückbildung begriffen sind, desgleichen die Segmentierung teilweise (*C*) oder größtenteils (*D*), wie auch die übrige Organisation (nach Czwikilitzer)

auftreten, die am Hinterende mit dem Schwinden der Cirrhen des Endsegments beginnen, sich auf die vorhergehenden Segmente übertragen und an ihnen zur Rückbildung der Fußstummel und Borsten führen (Fig. 208 *C* und *D*). Aber auch am Vorderkörper treten Rückbildungen ein, die zum Schwinden beinahe aller Differenzierungen der äußeren und inneren Organisation führen, um ihn schließlich nur noch als ein schlauch- oder sackförmiges Gebilde erscheinen zu lassen, das zwar in diesem Zustand noch tagelang lebt, aber doch endlich zugrunde geht. Letzteres ist jedoch nicht immer der Fall, sondern es kann (nach Verlust eines vorderen Segments) die Degeneration zwar bis zu einem gewissen Grad fortschreiten, etwa bis zur Rückbildung der Cirrhen und Parapodien der einen und teilweise auch der anderen Seite, dann aber kann der Reduktionsprozeß zum Stillstand kommen und etwa eine Woche nach der Operation kann eine „Auffrischung" einsetzen, die zur allmählichen Neubildung aller der durch Degeneration zurückgebildeten Teile und somit zu einer Wiederherstellung der Organisation führt.

Regulatorische Reduktionen finden in sehr weitgehendem Maße am Bryozoenstock statt, indem als Folge äußerer Eingriffe die Rückbildung einzelner und ganzer Gruppen von Individuen erfolgt, worauf unter Benutzung des durch deren Einschmelzung gewonnenen Materials neue Polypoide und Stockteile gebildet werden (vgl. unten S. 376).

2. Zur Frage der Um- und Rückdifferenzierung

Schon wiederholt wurde darauf hingewiesen, daß bei den regulatorischen,

zumal bei den mit Reduktion verbundenen Vorgängen eine starke Umbildung von Material stattfinden muß. In besonders hohem Maß gilt dies jedenfalls für die durch Neubildung sehr umfangreicher Körperpartien ausgezeichneten Restitutionserscheinungen. Bereits mehrfach sahen wir, wie recht kleine Teilstücke eines Tieres in der Lage sind, aus sich heraus unverhältnismäßig große Regenerate zu bilden, z. B. bei den Planarien und ähnlich bei den Anneliden (Fig. 200 S. 353 und Fig. 264 S. 438). Derartige Teilstücke pflegen gewöhnlich nicht ernährungsfähig zu sein, abgesehen davon, daß ihnen zumeist die Mundöffnung mit der vorderen Darmpartie fehlt. Solche aus der Körpermitte eines Regenwurms stammende, aus nur wenigen Segmenten bestehende Teilstücke liefern aus einem hinteren oder auch noch aus einem vorderen Regenerationskegel anfangs zwar kurze, später aber immer länger und stärker werdende Regenerate (Fig. 209 und Fig. 264 S. 438). Diese können das Hauptstück schließlich sowohl an Länge wie an Volumen übertreffen und zeigen alle Organe des Wurms in vollständiger Ausbildung. Da eine Nahrungsaufnahme und überhaupt eine Stoffzufuhr von außen unmöglich ist, so kann nur eine Verwendung bereits vorhandenen Materials in Betracht kommen. Insofern dieses jedoch in der speziellen Gewebsstruktur, die es besitzt, nicht ohne weiteres verwendbar ist, muß unbedingt eine Umarbeitung stattfinden. Wie diese allerdings erfolgt, ob sie in einer Um- und Rückdifferenzierung von Zellen oder in deren Auflösung und Verbrauch des dadurch gewonnenen Materials zur Bildung indifferenten Gewebes besteht, läßt sich kaum mit einiger Sicherheit entscheiden.

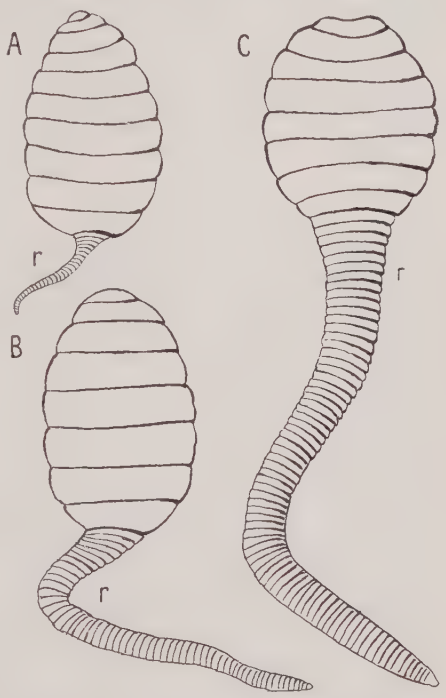


Fig. 209. Teilstücke aus der vorderen bis mittleren Körperregion von *Lumbricus rubellus*, *A* mit jungem und zartem, *B* mit längerem und *C* mit starkem, segmentreichem Regenerat (*r*) am Hinterende (Original)

Die Vermutung liegt überdies nahe und ist schon wiederholt geäußert worden, daß bei den gewöhnlichen Wundheilungsvorgängen, z. B. bei den der Planarien (P. Steinmann 1925, man vgl. auch Kap. 9) eine Mobilmachung von Zellenmaterial im Sinne einer De- und Redifferenzierung stattfinden möchte. Das gleiche kommt für die Neubildung größeren Regenerationsmaterials und überhaupt bei der Lieferung umfangreicher Gewebsteile in Betracht.

Geradezu als Schulbeispiel für regulatorische Reduktion und Restitution hat man die von Driesch beschriebenen und von E. Schultz bestätigte Einschmelzung und den Wiederaufbau der Organisation bei *Clavelina* angesehen. Von dem weitgehenden Regenerationsvermögen dieser Ascidie war schon vorher die Rede (Kap. 5 S. 140). Es wurde gezeigt, wie die einzelnen Regionen des Körpers in der

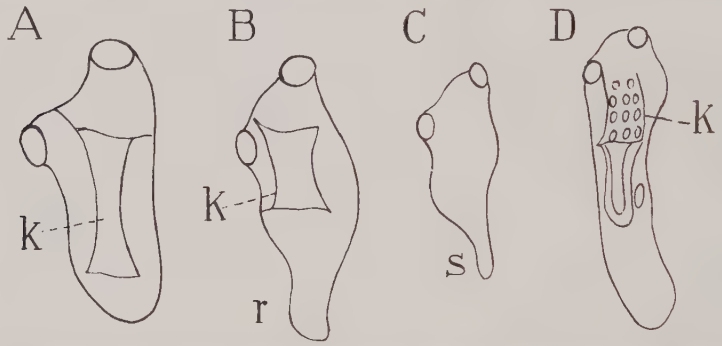


Fig. 210. Gemischter Restitutionsmodus des isolierten Kiemenkorbes von *Clavelina lepadiformis*, *A* Vorderteil mit Kiemenkorb (*K*) 2 Tage nach dem Abtrennen, *B* am 4. Tage, mit Regenerationskegel (*r*) am Hinterende, *C* am 8. Tage, Kiemenspalten geschwunden, aber noch mit Siphonen und Stoloanlage (*s*), *D* am 19. Tage Ascidie mit vier Reihen Kiemenspalten, Herz, Darmkanal usw. hergestellt (nach Driesch)

Lage sind die verlorenen Teile in besonders weitem Umfang zu ersetzen, so daß ganz andersartige Organe neugebildet werden als diejenigen, von denen die Regeneration ausging. Dieses Verhalten lernten wir aber auch schon von anderen Tieren kennen. Hier handelt es sich jedoch um die unter besonderen Umständen eintretenden Reduktionen. Um sie zu verstehen, müssen einige dieser Vorgänge etwas näher verfolgt werden.

Wie schon früher ausgeführt wurde, lassen sich am Körper der *Clavelina* vier Regionen unterscheiden, die des Kiemenkorbs, des Anfang- und Enddarms, des Magens und Herzens, sowie der Stammstolo (Fig. 105 S. 140). Hält man sich zunächst an die erste Region, so kann an dem abgelösten Kiemenkorb der Ersatz der verlorenen Teile auf „echt regenerativem“ Wege, d. h. durch Neubildung

von Zellenmaterial dann geschehen, wenn der Kiemenkorb einer ausgewachsenen Ascidie angehörte. Am unteren Ende des Kiemenkorbs tritt ein Regenerationskegel auf. Dasselbe geschieht auch an dem von einem mittelgroßen Tier stammenden Kiemenkorb, aber dieser Ansatz zu einer echten regenerativen Ergänzung des Verlorenen wird nicht fortgesetzt. Es scheint, als ob eine solche Art des Ersatzes nicht möglich sei; vielmehr setzen nun Reduktionsvorgänge ein, indem die einzelnen Organe undeutlich werden und zu schwinden scheinen (Fig. 210). Eine förmliche Einschmelzung der gesamten Organisation der Kiemenkorbregion erfolgt besonders dann, wenn dieser einer kleineren *Clavelina* angehörte. In diesem Fall kommt es überhaupt nicht zur Bildung eines Regenerationskegels, sondern schon bald nach der Operation beginnen die Rückbildungsvorgänge am Kiemenkorb, die ihn soweit umgestalten,

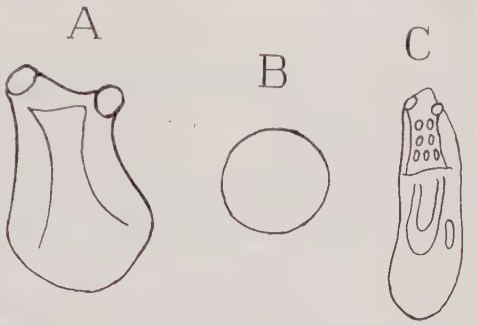


Fig. 211. Restitution mittelst totaler Reduktion und Auffrischung bei *Clavelina*; *A* der isolierte Kiemenkorb, Kiemenspalten nicht angegeben, wie in Fig. 210, *B* 9 Tage nach der Operation, totale Reduktion, *C* nach 17 Tagen, Ascidie ausgebildet (nach Driesch)

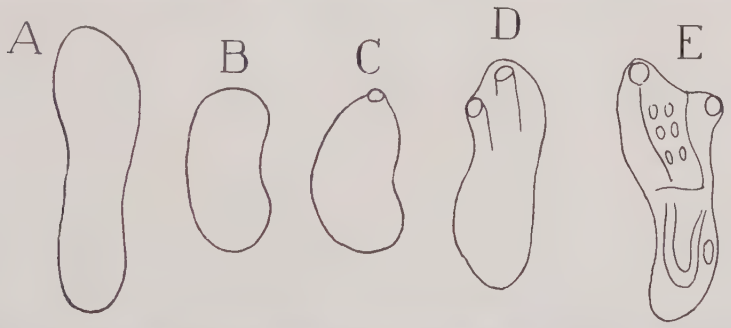


Fig. 212. Umformung des Stammstolos der *Clavelina*; *A* einen Tag nach der Operation, *B* nach 5 Tagen, stark geschrumpft, *C* am 11. Tage, *D* am 13. Tage, Siphonen gebildet, *E* am 15. Tage, Ascidie ausgebildet (nach Driesch)

daß schließlich nur noch ein weißer Klumpen vorhanden ist, an dem sich keinerlei Organisation mehr erkennen läßt (Fig. 211). In beiden Fällen, d. h. sowohl bei dem mit Regeneration verbundenen, sog. gemischten Restitutionsmodus (nach Driesch), wie bei dem ohne diese

verlaufenden Vorgang findet nach längerer oder kürzerer Zeit eine Wiederherstellung der Organisation statt (Fig. 210 und 211). Die vorher gänzlich geschwundenen Organe werden wieder erkennbar und allmählich bildet sich aus der formlosen Masse die Ascidie wieder heraus.

Wie die Kiemenkorbregion verhalten sich auch andere Teilstücke des Körpers, besonders der „Stammstolo", der vom übrigen Körper abgetrennt sich ebenfalls zu einer unförmlichen Masse verwandeln und dann zur Ausbildung einer Ascidie übergehen kann (Fig. 212 *A* — *E*). Die zunächst sehr überraschenden Befunde erhielt Driesch durch eine größere Zahl von Beobachtungen; außerdem erfuhren sie durch E. Schultz eine volle Bestätigung und ebenso führten die späteren Untersuchungen Schaxels im ganzen zu demselben Ergebnis, wenn er auch hinsichtlich der Deutung der recht eigenartigen Vorgänge anderer Meinung ist.

Bemerkenswert erscheint es, daß die an *Clavelina* festgestellten weitgehenden Reduktionsvorgänge in ähnlicher, wenn auch nicht so ausgeprägter Weise anderen Ascidien ebenfalls zukommen (J. L. Huxley 1921). Bei der *Clavelina* nahestehenden sozialen Ascidie *Perophora viridis* erscheint dies recht naheliegend, aber auch die Synascidien *Amaroecium* und *Botryllus* zeigen derartige Reduktionserscheinungen. Wenn diese nicht so weit gehen, sondern schon bald wieder Restitutionen eintreten, so hängt dies nach der von Huxley vertretenen Auffassung mit der innigen Vereinigung der Einzeltiere in der fast wie ein Ganzes erscheinenden Kolonie zusammen. — H. V. Wilson (1923) gelang es, aus sehr kleinen, vom Stolo der *Perophora viridis* losgetrennten Stückchen in günstigen Fällen eine kleine Ascidie zu erziehen.

Nach der Annahme von Driesch, welcher im wesentlichen auch diejenige von Schultz entspricht, handelt es sich bei diesen Vorgängen um eine „regulatorische Destruktion". Jedenfalls findet in weitgehendem Maße eine Zerstörung vorhandener Organe und Gewebe statt, auf welche ein Wiederaufbau der Organisation folgt. Driesch ist geneigt, eine Rück- und Umdifferenzierung der Zellen anzunehmen, derart, daß die Zellen ihre Spezialität aufgeben, um später wieder zu einer solchen zurückzukehren. Schultz vertritt noch entschiedener diesen Standpunkt, indem er von einer „Umkehr der Entwicklungsvorgänge" spricht, diese also in rückläufiger Weise sich abspielen läßt. Schaxel vermißt für alles dies die Beweise und äußert auf Grund seiner Beobachtungen eine andere Auffassung.

Driesch hatte schon erwogen, ob möglicherweise alle spezifischen Zellen bei der Reduktion aufgelöst wurden und „alle Verjüngung von vorher indifferent gewesenen Zellen ausgehe“, hält dies

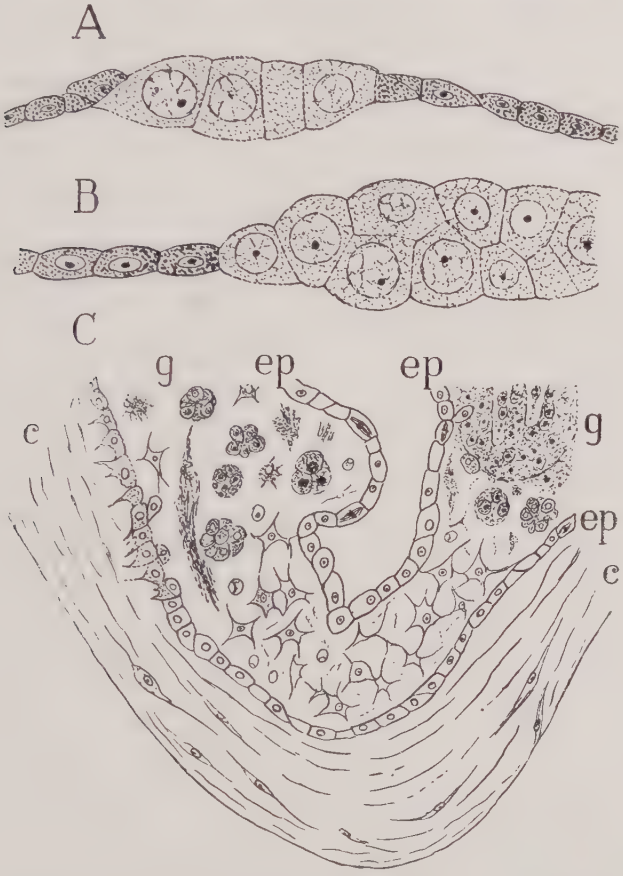


Fig. 213. Die Wiederherstellung der Organisation nach der Reduktion bei *Clavelina*. *A* einschichtige Platte indifferenten Gewebes aus dem Epithel des Peribranchialraums, *B* zweischichtige Platte aus dem Entodermepithel eines Kiemenbogens, *C* Längsschnitt durch die Region der Neubildung des Kiemenkorbs. Ektodermale und entodermale Epithelneubildungen (*ep*) aus Reservekomplexen, dazwischen Mesenchym, darüber die zerfallenden Gewebe (*g*) des Kiemenkorbs, außen der Cellulosemantel (*c*) (nach J. Schaxel)

jedoch für nicht wahrscheinlich. Schaxel hingegen glaubt gerade dies beweisen zu können. Nach ihm wird die aus histogenetisch differenzierten Zellen bestehende Organisation in Form einer histolytischen Degeneration oder durch die Tätigkeit der Phagocyten vollständig zerstört. Er schildert diesen Vorgang z. B. für die Musku-

latur und fügt hinzu, daß dieses Zerstörungswerk ebenso alle Teile des Kiemenkorbs, den Peribranchialraum, die Kloake, die Leibeshöhlenauskleidung und andere Organe bis zu dem Körperepithel unter dem Cellulosemantel betrifft. Die überfütterten Phagocyten verfallen dann ebenfalls der Degeneration. Alle Zellen werden so stark geschädigt, daß von ihrer Wiederauffrischung nicht die Rede sein kann. Vielmehr geht der Aufbau der neuen Organe von Gruppen indifferent gebliebener Zellen aus, die sich zwischen den verschiedenartig differenzierten ektodermalen und entodermalen Epithelien, sowie unter den mesenchymatischen Elementen der Leibeshöhle finden (Fig. 213 *A* und *B*). Die großen, saftreichen Zellen zeichnen sich durch die Beschaffenheit ihres Kernes und Cytoplasmas von den gewöhnlichen somatischen Epithelzellen aus. Es ist anzunehmen, daß sie durch Aufheben der Nachbarschaftswirkung als Folge der Operation in Tätigkeit gelangen. Indem sie sich vermehren, kommt es zu einem epithelialen Zusammenschluß im größeren Umfang und weiterhin zur Ausbildung der neuen Organe (Fig. 213 *C*) Dies ist eine sehr entschiedene Stellungnahme für die überwiegende Bedeutung der von der Embryonalentwicklung zurückgebliebenen indifferenten Elemente. Daß solche vorhanden sind und bei der Regeneration eine wichtige Rolle spielen mögen, wurde schon im Lauf dieser ganzen Darstellung wiederholt nicht nur für die Pflanzen, sondern auch für die Tiere betont, nur ist es bei den letzteren ungemein schwierig, den strengen Nachweis dafür zu erbringen. Überdies ist die Möglichkeit einer Um- und Rückdifferenzierung von Zellen durchaus nicht völlig von der Hand zu weisen.

Im Fall der *Clavelina* liegt das Eintreten von Reduktionen klar zu Tage; es läßt sich aus der ganzen Beschaffenheit der betreffenden Teilstücke erkennen und ist schon äußerlich deutlich wahrzunehmen. Für das andere, absichtlich deshalb gewählte Beispiel trifft dies gar nicht zu, indem jenen kurzen Regenwurmteilstücken, die aus sich heraus lange Regenerate hervorbringen (Fig 209), äußerlich nichts besonderes anzumerken ist. Es besteht aber keine andere Möglichkeit, als daß in ihrem Innern eine starke Umarbeitung von Material vor sich gehen muß, sei es in Form von Reduktionen und Neubildung aus Zellenreservaten, sei es als Umdifferenzierung spezifisch ausgebildeter Zellen. Jedenfalls muß neues Material aus den vorhandenen Teilen mobil gemacht werden. Für die erstere Auffassung spricht der Augenschein insofern, als das ganze lange Regenerat sich aus dem Regenerationskegel entwickelt,

d. h. aus dem indifferenten Regenerations- oder Wundgewebe. Dessen Herkunft mit unbedingter Sicherheit festzustellen, ist jedoch mit großen Schwierigkeiten verbunden, wie bereits mehrfach und für recht verschiedene Objekte ausgesprochen werden mußte.

Ein Vergleich der beiden hier gewählten Beispiele zeigt einen sehr verschiedenartigen Verlauf des Weges, der zur Wiederherstellung des Ganzen gewählt wird; im einen Fall steht die „echte Regeneration" mit Neubildung von Material durchaus im Vordergrund, während sie im anderen Fall mehr zurücktritt und die eigentlichen Regulationsvorgänge überwiegen. Reduktion von Material und Wiederaufbau aus diesem ist jedoch in beiden Fällen festzustellen.

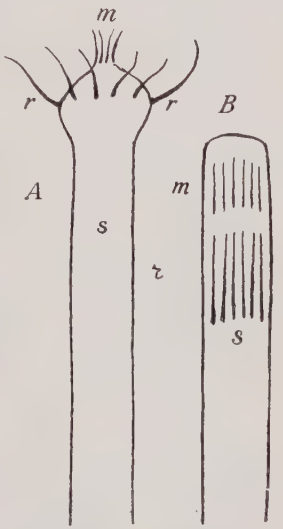


Fig. 214. *A* Tubularia mit Mundtentakeln (*m*), Randtentakeln (*r*) und Streckzone (*s*), die später den Hydranthen aus der Perisarkröhre drängt, *B* die Hydranthenanlage (nach Driesch)

Wenn die Wiederherstellung der Form auf verschiedene Weise erreicht wird, nannte Driesch dies eine „äquifinale Regulation". Außer den zuletzt besprochenen Vorgängen kann dafür die schon früher erwähnte Köpfchenbildung von *Tubularia* zur Erläuterung dienen (S. 349). Es wurde dort bereits hervorgehoben, daß die Hydranthen durch Umbildung von Zellenmaterial des Stammes zustande kommen können. Wenn nun von ihren beiden im Stamm angelegten Tentakelkränzen (Fig. 214) der distale wieder entfernt wird, so hilft sich die *Tubularia* nach Drieschs Beobachtung „auf drei verschiedenen Wegen: entweder sie macht fertig, was man ihr beließ, streckt es heraus und regeneriert in echter Weise sprossend das fehlende, oder sie bildet alles belassene durch Entdifferenzierung zurück und legt alles neu in einer für die neuen Umstände passenden Weise an oder endlich, sie bildet in der ihr belassenen proximalen Tentakelkranzanlage ein Mittelstück zurück und macht aus einem Anlagering deren zwei". Also auch hier Reduktions-, Regulations- und Regenerationsvorgänge ineinander greifend.

3. Atrophie

Ist von Reduktionen die Rede, so dürfen auch diejenigen Rückbildungserscheinungen nicht ganz unerwähnt bleiben, die unter

verschiedenen inneren und äußeren Einflüssen am Körper auftreten, wenn sie auch nicht eigentlich in das Gebiet der Regeneration gehören. Eine von ihnen ist der Schwund von mehr oder weniger umfangreichen Körperteilen, Organen und Geweben, der ungewöhnliche, meist pathologische Ursachen haben, aber auch in den gewöhnlichen Lebens- und Entwicklungsgang gehören kann. Um den letzteren vorweg zu nehmen, so wissen wir, daß bei der Larvenentwicklung vieler Tiere gewisse Organe und ganze Körperteile angelegt und weit ausgebildet wurden, die im fertigen Zustand nicht verwendbar sind und deshalb während der Metamorphose zurückgebildet werden müssen. Derartige Vorgänge sind sehr häufig und so allgemein bekannt, daß sie hier nicht behandelt zu werden brauchen. Hinzugefügt sei nur noch, daß der Schwund einen ganz allmählichen Verlauf nehmen, aber auch in recht gewaltsamer Weise erfolgen kann und daß die entfernten Teile zumeist durch völlig andersartige ersetzt werden.

Eine Vernichtung von Körperteilen findet auch während des gewöhnlichen Lebensganges im ausgebildeten Zustand statt; deren Ersatz fällt unter den Begriff der physiologischen Regeneration, weshalb er bereits vorher (S. 94ff.) zu behandeln war.

Diejenigen Atrophien, für welche die Bezeichnung gewöhnlich angewendet wird, nämlich die in größerem oder geringerem Umfang innerhalb der Organe und Gewebe eintretenden Rückbildungserscheinungen, sind ebenfalls auf verschiedene Ursachen zurückzuführen. Sie können auf ungenügender Nahrungszufuhr oder Störungen des Stoffwechsels beruhen, durch infektiöse oder toxische Einwirkungen hervorgerufen werden, sowie die Folge andauernden Druckes (bei krankhafter Vergrößerung von Organen, Geschwülsten u. dgl.) oder längeren Nichtgebrauchs der betr. Körperteile sein (Druck- und Inaktivitätsatrophie). Für letzteres Verhalten bietet die Muskulatur ein vorzügliches Beispiel, indem bei dauernder Ruhelage eines Muskels unter dem Mangel des funktionellen Reizes, die Fasern nicht nur an Umfang abnehmen, sondern zum Teil degenerieren, was eine Verringerung des Umfangs, Gestaltsveränderungen und schließlich ein unter Umständen sehr weitgehendes Zurücktreten des Organs zur Folge hat. Bei den außer Funktion gesetzten Drüsen machen sich ähnliche Erscheinungen bemerkbar, aber auch andere Organe, z. B. die nicht mehr belasteten oder sonstwie außer Tätigkeit gebrachten Knochen, verhalten sich dementsprechend. Die Funktionshinderung kann auch sonst mit Zirkula-

tions-, also mit Ernährungsstörungen, oder (infolge von Erkrankung oder Verletzung der Nerven) mit ungenügender Innervierung im Zusammenhang stehen und dadurch zum Zurücktreten erheblicher Teile des Organs führen.

In der Hauptsache pflegen es funktionierende Elemente, Muskelfasern, Drüsenzellen usf. zu sein, die der Rückbildung anheimfallen, während das Zwischengewebe weniger darunter leidet, nicht selten sogar eine Vermehrung erfährt, wodurch der Organschwund bis zu einem gewissen Grade verdeckt wird. Ist dieser noch nicht zu weit fortgeschritten, so kann beim Wegfallen der ungünstigen Umstände, Beheben der Zirkulationsstörungen oder Innervierungshemmung usf. eine Neubelebung der vorher in Ruhe versetzten Zellen und wo dies überhaupt möglich ist, ihre wiederbeginnende Vermehrung einsetzen, so daß die Atrophie behoben und das Organ wieder funktionsfähig wird. Bemerkenswert in dieser Hinsicht ist der Ausfall von Versuchen, die W. u. R. Rawin (1923/24) auf Anregung von Gurwitsch über die Involution des Froschlarvenschwanzes anstellten. Von dem im Beginn der Involution befindlichen Schwanz wurde die Spitze (auf etwa 4 bis 10 mm) abgeschnitten und dies mehrfach wiederholt, wobei sich herausstellte, daß die dadurch in Gang kommenden Regenerationsprozesse auf die Rückbildungsvorgänge im Schwanz hemmend einwirken.

Wenn in Verbindung mit den vorher erwähnten atrophischen Zuständen oder auf sie folgend Neubildungsvorgänge einsetzen und durch die Zellvermehrung neues Material geschaffen wird, wodurch es zum Ersatz von Teilen des Körpers kommt, so läßt sich gegen die Bezeichnung dieses Vorgangs als Regeneration kaum etwas einwenden. Diese unterbleibt bei denjenigen Rückbildungserscheinungen die wir als Altersatrophie, d. h. als Organschwund infolge seniler Degeneration kennen und die sich bei zunehmendem Alter in den verschiedensten Organen bemerkbar macht. Die Fülle der hier in Betracht kommenden, am normalen wie am krankhaft veränderten Organismus sich vollziehenden Vorgänge gehört mehr in das Bereich der pathologischen Anatomie und sie werden auch von ihr eingehend behandelt (Mönckeberg 1915, E. v. Gierke 1923, Korschelt 1924).

4. Reduktion zur Einleitung von Ruhezuständen

Bei Besprechung der regulatorischen Reduktionen war schon davon die Rede, daß an Bryozoenstöcken infolge von Verletzungen eine Rückbildung von Polypoiden und Stockteilen eintreten kann,

Fig. 215. Stark verletzte Teilkolonie von *Fredericella*, im wesentlichen nur noch aus der Cystidröhre bestehend, darin durch Zerfall des Weichkörpers entstandene Teilstücke; das Apikalcystid (*a*) noch am besten erhalten (nach F. Otto)

worauf unter Benutzung dieses Materials neue Individuen und Partien der Kolonie zur Ausbildung gelangen. Werden einer Kolonie nur wenige Polypoide belassen, so vermag sie nach den Beobachtungen von F. Otto (1921) als Ganzes den Eingriff in ihren Materialbestand, vor allem den Verlust an ernährenden Einzelindividuen nicht zu überwinden, sondern zerfällt in einzelne, nur noch durch die Cystidröhre verbundene Teilstücke (Fig. 215). Die größere Zahl der Polypoide verfällt der Reduktion, wenn nicht alle davon betroffen werden, nnd durch ihr Einschmelzen wird das Material für die neue Knospenbildung gewonnen.

Degeneration von Polypoiden mit nachfolgender Neubildung, von solchen unter Benutzung des eingeschmolzenen Materials beschreibt E. Marcus (1926) von verschiedenen Meeresbryozoen. Wird z. B. der Stolo, an dessen Ende sich eine Knospenanlage befindet, unweit einer Zoöciengruppe durchschnitten (Fig. 216 *B*), so erfahren die zwischen jener Gruppe und der Knospe (*C*) liegenden Zoöcien völlige Rückbildung ebenso wie schließlich der

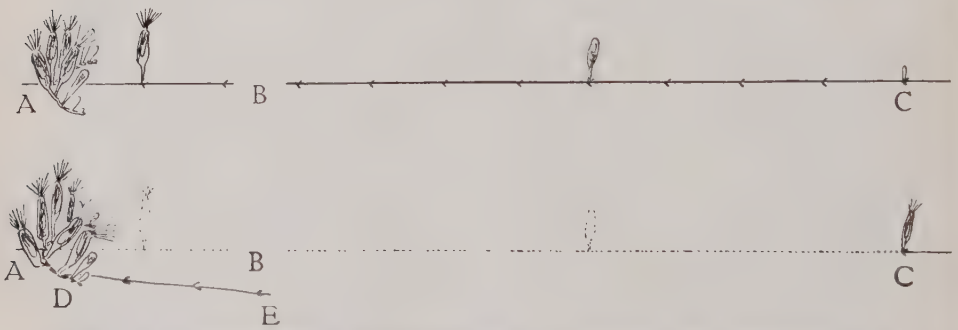


Fig. 216. *Farrela crepens*. Einschmelzen von Kenozoöcien und Autozoöcien nach Durchtrennen des Stolo bei *B*; *A* Zoöciengruppe, *C* neue Knospe, *D E* neuer Stolo; der alte Stolo wird ebenfalls zurückgebildet (nach E. Marcus 1926)

Stolo selbst. Das durch die Einschmelzung gewonnene Material wird zur Ausbildung der neuentstehenden Teile verwendet (Fig. 216).

Derartige Rückbildungs- und Einschmelzungsvorgänge sind vom Bryozoenstock schon länger bekannt und man konnte feststellen, daß sie unter dem Einfluß ungünstiger äußerer Bedingungen erfolgen (Kräpelin, Braem). Mit der Reduktion der Polypoide kann ebenfalls ein Zerfall des Weichkörpers in einzelne Stücke innerhalb der Cystidröhre stattfinden, in welchem reduzierten Zustand die Kolonie bis zum Eintritt besserer Lebensverhältnisse verbleibt, um dann unter Benutzung jenes Materials zur Ausbildung neuer Individuen zu schreiten. Man hat also hier Einrichtungen vor sich, welche den Tieren das Überwinden der schädlichen und unter Umständen für sie tötlichen Lebensumstände gestatten.[1])

Die ebenfalls infolge von Verletzungen am Körper der Ascidien eintretenden regulatorischen Reduktionen lernten wir bereits vorher kennen. Jedoch treten sie nicht nur als Folge jener Eingriffe auf, sondern können ähnlich wie bei den Bryozoen durch besondere äußere, offenbar ungünstige Einflüsse veranlaßt werden. Wenn Driesch bei Ausführung seiner vorher (S. 368ff.) besprochenen Versuche die Clavelinen in Aquarien mit nicht zirkulierendem Wasser hielt, so erfuhren Kiemenkorb und Eingeweidesack ganz ähnliche Rückbildungen, wie sie vorher beschrieben wurden. Aus der anscheinend ganz desorganisierten Masse bildete sich beim Eintritt besserer Verhältnisse im Verlauf einiger Wochen wieder eine neue Ascidie heraus, die dann unter Umständen einen nochmaligen Reduktionsprozeß und eine abermalige Auffrischung durchmachte. Die dabei stattfindenden Destruktions- und Restitutionsvorgänge haben somit hier wie bei den Bryozoen besondere auf den Lebensbedingungen beruhende Ursachen.

Die *Clavelina* kann sich überdies beim Beginn der ungünstigen Jahreszeit durch die am Stolo auftretenden Winterknospen vor dem Untergang sichern. Diese bestehen nur aus einer Cellulosehülle, dem darunter liegenden Epithel und dem sie im übrigen ausfüllenden Mesenchymgewebe, das von dem Zellenmaterial der sich infolge der ungünstigen Lebensumstände zurückbildenden Ascidie stammen soll. Aus der kaum differenzierten Zellenmasse wird im Frühjahr die neue Seescheide wieder aufgebaut (H. Kerb).

Reduktionen und Restitutionen, die freilich nicht immer leicht festzustellen sind, kommen auch bei anderen Tieren vor; sie ein-

1) Eingehenderes hierüber in Korschelt-Heider, Lehrb. d. Vgl. Entwicklungsgeschichte, Allg. Teil IV, 9.

gehend zu verfolgen, ist hier nicht der Ort, doch sollen einige davon vergleichsweise noch erwähnt werden. Von vornherein ist zu erwarten, daß solche Erscheinungen sich besonders bei den einfach gebauten, niederstehenden Tieren finden. Die regulatorischen Reduktionen und Restitutionen, die wir von den Cnidarien kennen lernten, wiesen bereits darauf hin, daß bei ihnen die Fähigheit zu weitergehenden Reduktionen vorhanden sein möchte. In der Tat ist es eine von den Hydroidpolypen bekannte Erscheinung, daß unter ungünstigen äußeren Umständen an ihren Stöcken Reduktionen auftreten, die sich besonders durch die Rückbildung der Köpfchen bemerkbar machen und nach Eintritt besserer Lebensbedingungen dadurch wieder behoben werden, daß unter Benutzung des vorher eingeschmolzenen Materials neue Köpfchen hervorsprießen, der Stock also einen neuen Aufschwung nimmt.

Von Reduktionen an Hydroidenstöcken, die durch äußere Einflüsse wie Sauerstoffmangel hervorgerufen werden, wird später noch die Rede sein (H. C. Müller 1913, vgl. Kap. 25).

Noch weitergehende und entprechend der besonderen Organisation in eigenartiger Weise verlaufende Reduktionen sind den Schwämmen eigentümlich. Sie werden sowohl bei den marinen wie bei den Süßwasserschwämmen gefunden und in der Hauptsache wohl ebenfalls durch wechselnde zumal ungünstige äußere Lebensbedingungen hervorgerufen. Der Reduktionsvorgang beginnt mit einem Zurückziehen des Weichkörpers von den ziemlich unverändert bleibenden Skeletteilen. Abgesehen von der damit verbundenen Volumverringerung erfolgt dabei ein Einschmelzen des spezifisch differenzierten Zellenmaterials, d. h. des Dermal-, Geißelkammer-, Kanalepithels usw. zu einer schließlich ziemlich gleichartigen Zellenmasse. Ob und inwieweit dabei eine Rückdifferenzierung der spezifischen Zellen stattfindet oder andere Vorgänge, etwa solche phagocytärer Natur die Umbildung bewirken, dürfte wie bei den vorher besprochenen Umbildungserscheinungen schwer zu entscheiden sein.

Die Rückbildung des Schwammgewebes kann so weit gehen, daß zuletzt nur noch kleine runde Zellkomplexe, Reduktionskörper oder Reduktien genannt, übrig bleiben (Fig. 217). Diese stellen eine Art Dauerzustand dar, dessen Hauptmasse aus beinahe gleichartigen, embryonal anmutenden (also Archaeocyten ähnlichen) Zellen besteht und von einer dünnen Lage flacher Zellen epithelartig umgeben ist. Das erinnert an die Beschaffenheit einer Gemmula, wenn auch keine feste Hülle wie bei dieser vorhanden ist. Gegenüber

der Gemmula ist jedoch der Unterschied festzuhalten, daß diese ihrer Entstehung nach einen Komplex von Anfang an ursprünglichen Zellen (Archaeocyten) darstellt, während es sich hier um ein durch Rückbildung verändertes Stück des Schwammkörpers handelt. Unter günstigere Lebensbedingungen gelangt, entwickeln sich die Reduktien wieder zu jungen Schwämmen (O. Maas, Urban, K. Müller). Auf die Reduktion folgt also auch hier eine Restitution.

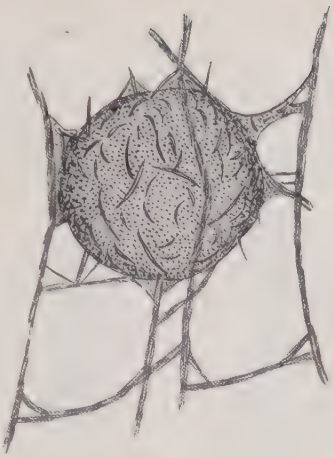


Fig. 217. Reduktionskörper eines Süßwasserschwammes von dessen noch erhaltenen Skelettzügen umgeben und gehalten (nach K. Müller)

5. Reduktion infolge von Hungerwirkung „Umkehr der Entwicklungsvorgänge"

Durch ungenügende Ernährung an Organen und Organteilen hervorgerufene Atrophie ist nichts seltenes und wurde schon vorher erwähnt (S. 374). Bemerkenswerter ist diese Erscheinung, wenn sie sich ungefähr auf die ganze Organisation erstreckt, wie dies für recht verschiedenartige Tiere (Planarien, Nemertinen, Scyphomedusen, Hydroidpolypen) durch eingehende Untersuchungen festgestellt wurde. Wenn auch diese Erscheinungen hier nicht erschöpfend behandelt werden können, so dürfen sie doch nicht völlig übergangen werden, weil sie gewisse Übereinstimmungen mit den in den vorhergehenden Abschnitten besprochenen Reduktionen und Restitutionen zeigen.

Ungemein lehrreich sind die am Körper der Planarien sich abspielenden Veränderungen, wenn diese Würmer einem wochen- und monatelangen Hungern ausgesetzt werden. Dadurch

Fig. 218. *A Dendrocoelum lacteum* in normaler Größe und nach $10^1/_2$ monatlichem Hungern, *B Planaria alpina* normal und nach $8^1/_2$ bzw. $10^1/_2$ monatlichem Hungern (nach Berninger)

wird eine sehr beträchtliche Verringerung des Körperumfangs erzielt, die nach 10—11 Monaten bis zu $^1/_{12}$ ihrer gewöhnlichen Größe und bis zu $^1/_{300}$ ihres Volumens betragen kann (Fig. 218). Veränderungen der inneren Organisation müssen damit verbunden sein, wie an einigen Organsystemen nachzuweisen war (E. Schultz, Stoppenbrink, Berninger). Die Pigmentierung des Körpers geht zurück (Fig. 219), die Augen erfahren einen allmählichen Zerfall, der sich bis zum gänzlichen Schwund fortsetzen kann (Fig. 220). Vermutlich werden auch die anderen Organe (Darm, Muskulatur, Körperparenchym) beeinflußt, doch läßt sich dies weniger leicht nachweisen, jedenfalls gilt es aber in unverkennbarer Weise für den Geschlechtsapparat, der (nach Berninger) gänzlich reduziert nnd zu völligem Schwinden gebracht werden kann. Zuerst treten die Dotterstöcke zurück, worauf die Kopulationsorgane folgen; mit ihnen gehen die Ei- und Samenleiter verloren und schließlich auch die Ovarien, während die

Fig. 219. *Planaria alpina; A* normal, *B* nach längerem Hungern (nach Berninger)

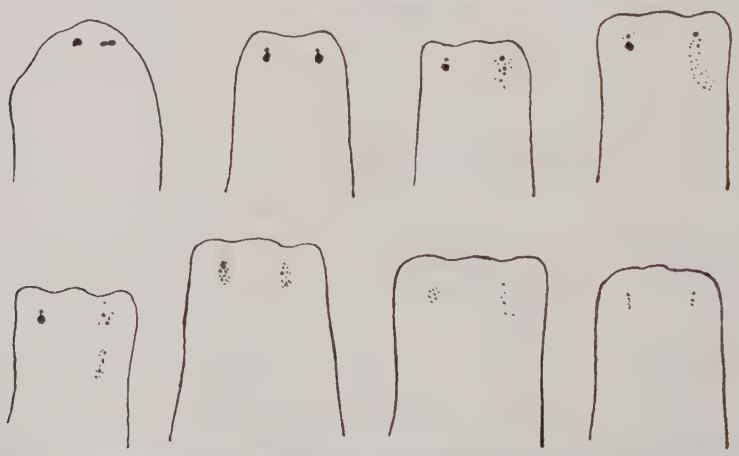


Fig. 220. Augenzerfall und Schwund bei *Dendrocoelum lacteum* in verschiedenen Hungerzuständen bis zu 9 Monaten (nach Berninger).

Hodenbläschen am längsten aushalten. Überhaupt werden die Keimdrüsen nicht so bald in Mitleidenschaft gezogen, wie man vielleicht erwarten sollte, denn auch von den Eierstöcken sind nach sieben- bis achtmonatlichem Hungern noch Reste mit Keimzellen vorhanden (Fig. 221). Schließlich werden aber die letzten Reste der Ovarien und Hoden aufgelöst, wenn es auch nur kurz vor dem Hungertod im 11. bis 12. Monat geschieht.

Bei dem schon vorher besprochenen, unter dem Einfluß der Regenerationsprozesse erfolgenden teilweisen Organ- und Zellenschwund halten ebenfalls die Hodenbläschen bis zuletzt stand (A. Vandel 1921, P. Steinmann 1925), während die Zellenelemente der Ovarien und besonders der Dotterstöcke schon früher zurücktreten, wozu die letzteren übrigens schon unter gewöhnlichen Verhältnissen (beim Rückgang der Geschlechtsperiode) neigen.

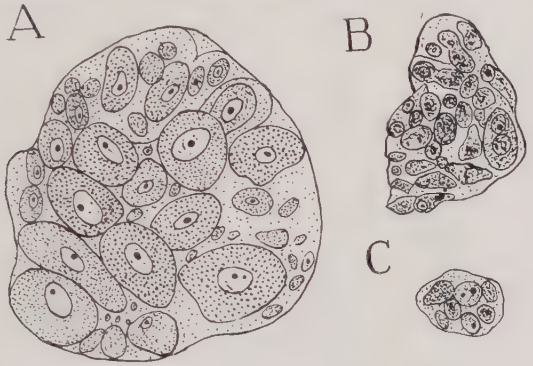


Fig. 221. Ovarien von *Dendrocoelum lacteum; A* normal, *B* nach siebenmonatl., *C* nach achtmonatl. Hungern, stets im größten Umfang dargestellt (nach Beninger).

Trotz der starken Rückbildung, die der Genitalapparat erleidet, kann er wiederhergestellt werden, wenn die Tiere rechtzeitig unter günstige Bedingungen gelangen und vorsichtig mit Nahrung versorgt werden. Hatten sie bereits 7—8 Monate gehungert und infolgedessen die geschilderten Reduktionen erfahren, so nahmen sie dann bald wieder an Umfang zu; nach Ablauf eines Monats waren sie schon recht beweglich und nach 3—4 Monaten hatten sie die frühere Länge wieder erreicht. Der Geschlechtsapparat zeigte sich dann bereits wieder ungefähr normal entwickelt.

Die von Nusbaum und Oxner an Nemertinen ausgeführten Untersuchungen zeigen im ganzen ähnliche Ergebnisse. Individuen von *Lineus ruber*, die ein Jahr lang ohne Nahrung blieben, waren auf $^1/_5$ — $^1/_6$ der Körperlänge verkürzt und fast vollständig entfärbt, so daß sie beinahe weiß erschienen. Die Organe erleiden

ähnliche Reduktionen, wie sie für die Planarien angegeben wurden, doch scheinen die am Parenchym und Darmkanal sich vollziehenden Zerstörungen hier noch auffälliger zu sein. Es ist anzunehmen, daß solche ausgehungerte Tiere durch entsprechende Pflege ähnlich, wie es bei den Planarien geschah, wieder zu normalen Tieren erzogen werden können.

Weitgehende Reduktionserscheinungen infolge von Hungerwirkung sind bei einer Reihe von Coelenteraten bekannt geworden. Es seien zunächst die von L. Will (1913) an verschiedenen Hydroidpolypen ausgeführten Versuche erwähnt, bei denen die Hungerwirkung zu starken Gestaltsveränderungen der Polypen führt. Durch Rückbildung der Tentakel entstehen schlauchförmige Gebilde, die allmählich verkümmern und schließlich ganz schwinden, so daß nur der Peridermbecher die Stelle anzeigt, wo die Köpfchen am Stock saßen. Nur der Stammteil (Hydrocaulus) bleibt übrig und schließlich ziehen sich auch dessen Weichteile in das Wurzelgeflecht (die Hydrorhiza) zurück. Treten günstigere Verhältnisse ein, so kann das Stöckchen wieder aufleben, indem neue Hydranthen gebildet werden, wie dies auch sonst von Hydroidpolypen bekannt ist, die nach einer durch die Ungunst der äußeren Verhältnisse hervorgerufenen Ruheperiode zu neuem Gedeihen erwachen. Begünstigt wird die erneute Regeneration dadurch, daß im Hydrocaulus und auch in der Hydrorhiza Reservestoffe in erheblicher Menge niedergelegt und für den Notfall aufgespeichert wurden (R. Beutler 1926).

An einem ganz andersartigen Objekt wurden die Hungerversuche von J. Hadzi ausgeführt, nämlich an den Ephyren einer Scyphomeduse, wahrscheinlich *Chrysaora mediterranea*. Wenn diese jungen Medusen keine Nahrung finden, so erfolgt eine allmähliche Rückbildung ihrer Randlappen, der Sinneskörper sowie des gesamten Schirmes und da die Proboscis mit dem Mund erhalten bleibt, so kommt schließlich ein Zustand dabei heraus, der sich einem Gastrulastadium vergleichen läßt. Indem nun aber auch die Mundöffnung zum Schluß kommt und sich das Ganze schon vorher mit Wimpern bedeckt hat, ist das Endergebnis ein der Planula entsprechendes Stadium. Einer gewöhnlichen Planula ähnlich können diese Zustände zum Festsetzen gelangen, wie sich auch die in Rückbildung begriffenen, zu Boden sinkenden Ephyren unter weiterem Fortschreiten der Reduktion festsetzen. So wurden sie gewissermaßen rückschreitend zum Scyphopolypen, wie auch dieser bei Nahrungsmangel eine Reduktion erfahren kann.

Damit kämen wir zu dem bekannten und besonders lehrreichen Verhalten der hungernden Süßwasserpolypen (E. Schultz, Berninger). Wenn ausgewachsene Hydren unter geeigneten Vorsichtsmaßregeln einer längeren Hungerperiode ausgesetzt werden, die sie über drei Monate ertragen, so können sie nicht nur ihr Volumen, sondern

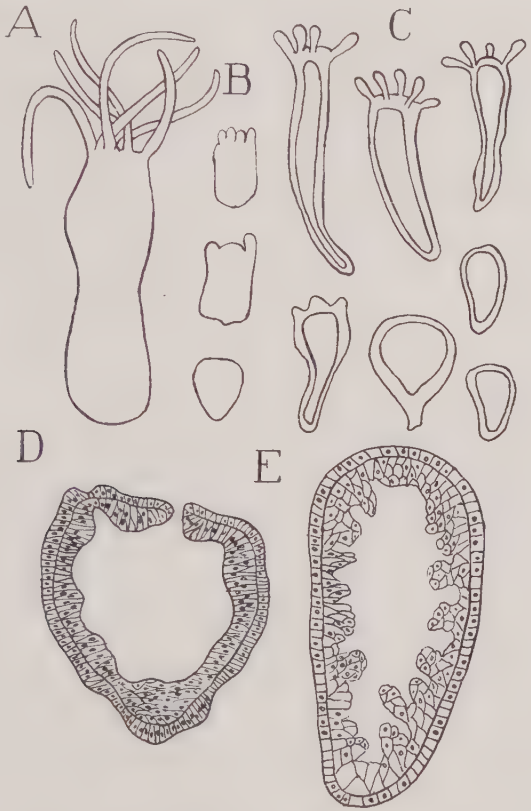


Fig. 222. *Hydra* normal (*A*), *B* nach 6, 8 und 12 wöchentlichem Hungern, *C* die verschiedenen Zustände der Hungerwirkung, *D* und *E* Durchschnitte der späten Hungerstadien (nach Berninger).

auch ihre ganze Organisation in weitgehendem Maße reduzieren (Fig. 222). Ersteres gibt sich dadurch zu erkennen, daß der Polyp nach so langer Hungerzeit bis etwa zur Größe eines eben ausschlüpfenden Embryos herabsinkt, während der innere Bau sogar ein noch einfacherer als bei diesem sein kann. Das geschah auf die Weise, daß sich die Tentakel zusehends verkürzten, knopfförmig wurden, um schließlich ganz zu schwinden (Fig. 222). Dann gelangt auch

die Mundöffnung zum Schluß und die Organisation vereinfacht sich so weit, daß der verkleinerte Polyp nur noch aus zwei Zellenlagen besteht, ungefähr von der Beschaffenheit derjenigen einer Planulalarve. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß es mit der nötigen Geduld und Ausdauer gelingen dürfte, den reduzierten Polypen wieder auf den früheren normalen Zustand zu bringen.

Dafür sprechen auch die von C. M. Child mit *Planarien* angestellten Versuche, welche dahingingen, an den durch Nahrungsentziehung reduzierten und nach erneuter Ernährung wieder aufgelebten Würmern festzustellen, in welcher Weise sie sich gegen verschiedenartige Reize empfänglich zeigten und welcher Art überhaupt ihre Lebensäußerungen waren. Es ergab sich dabei, daß die Hungerperiode einen belebenden Einfluß auf sie ausgeübt hatte und sie sich gegen früher gewissermaßen verjüngt erwiesen, woraus die Möglichkeit ihrer weiteren Ausbildung und dauernden Lebensfähigkeit ohne weiteres hervorgeht.

Wie die niederen erleiden auch die höheren Tiere schon bei kürzerer, besonders aber bei länger andauernder Nahrungsentziehung eine mehr oder weniger weitgehende Einbuße im Volumen ihres Körpers und seiner einzelnen Teile. Die auch bei Nahrungsmangel sich fortsetzenden Stoffwechselvorgänge bringen dies ohne weiteres mit sich. Schon dadurch ist ein Stoffverbrauch bedingt, daß die Atmung und mit ihr die physiologische Verbrennung ihren Fortgang nimmt. Wird keine Nahrung zugeführt, so lebt das Tier auf Kosten des vorhandenen Materials und dieses muß daher notgedrungenerweise reduziert werden. Freilich sind bei den höher organisierten und kompliziert gebauten, mit ungemein zahlreichen Organen versehenen Tieren die Vorgänge viel schwerer zu übersehen; auch ist bei ihnen die Rückkehr zu so einfachen Verhältnissen, wie wir sie vorher kennen lernten, von vornherein ausgeschlossen. Nach der Reduktion findet aber auch bei ihnen eine Restitution statt, wenn sie wieder unter günstigere Lebens- und Ernährungsverhältnisse gelangen, wodurch der frühere normale Zustand wiederhergestellt wird, unter der Voraussetzung, daß die Reduktion der Organe und Gewebe nicht bereits das zulässige Maß überschritten hatte.

Bei der Art des Verlaufs der Reduktionsprozesse, die sich bei den daraufhin untersuchten niederen Metazoen vollziehen, lag es jedenfalls nahe, an eine „Umkehr der Lebens- und Entwicklungsvorgänge“ zu denken, wie sie von Driesch und E. Schultz auch für die Reduktionserscheinungen der Ascidien angenommen

wurde. Man sieht diese Tiere geradezu von einem komplizierteren zu einem sehr viel einfacheren Bau zurückkehren, wobei zum Teil ungefähr der umgekehrte Weg wie bei der Embryonalentwicklung eingeschlagen, also gewissermaßen eine „rückläufige Entwicklung" durchgemacht wird. Die Frage, ob es sich dabei um eine Entdifferenzierung des Zellenmaterials mit nachheriger Umdifferenzierung zu Zellen anderen Charakters handelt, wurde schon vorher aufgeworfen (S. 366ff.). Ihre Beantwortung und Entscheidung in diesem Sinne gehört zu den schwierigsten Aufgaben der Histologie bzw. Cytologie; von mancher Seite wird sie verneint, was begreiflich ist. Schaxel ist der Meinung, daß die einmal in bestimmter Richtung ausgebildeten Zellen keinesfalls später eine andere Richtung einzuschlagen vermögen. Andersartige Differenzierungen als die erstmalig ausgeführten unterbleiben, also können die schon vorhandenen Strukturen nicht rückgängig gemacht werden. Vielmehr besteht für die Zelle eine strenge Einsinnigkeit ihrer Lebensgeschichte.

Wird von einer Umkehrmöglichkeit, einer Rück- und Umdifferenzierung der einzelnen Zellen abgesehen, so besteht noch die andere Möglichkeit der Vernichtung der differenziertesten „ältesten" Zellen bei diesen Reduktionsprozessen und ein Überleben der jüngsten, widerstandsfähigsten Zellen embryonalen Charakters. Diese haben dann bei wieder eintretenden günstigeren Bedingungen den Verlust der zerstörten alten Zellen zu ersetzen. So würde doch im Sinn von E. Schultz ein rückläufiger Weg durch die Entdifferenzierung der betr. Organe und Körperteile, ja des ganzen Körpers von dem vorherigen hohen Ausbildungszustand bis zu einem nur wenig differenzierten, beinahe embryonal erscheinenden Stadium durchlaufen.

Von rückläufigen oder umkehrbaren Prozessen ist in Verbindung mit den vorher besprochenen und ähnlichen Erscheinungen immer wieder die Rede gewesen; besonders haben auch die schon früher (S. 311ff.) behandelten Vorgänge an den regenerierenden oder nach Transplantation in Rückbildung begriffenen Amphibienaugen dazu Veranlassung gegeben (Fischel 1916, Wachs 1920). Die Möglichkeit der Reversibilität entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge kann nach den vorliegenden Tatsachen kaum in Abrede gestellt werden (Cohen-Kysper 1918). V. Haecker (1922) verfolgt sie in einer besonderen Untersuchung nicht nur in der Ontogenie und Regeneration, sondern auch auf phylogenetischem Gebiet.

6. Regulatorische Reduktion bei Pflanzen. Rückdifferenzierung und Äquipotentialität der Zellen

Bei niederen Pflanzen (Algen, Pilzen, Myxomyceten) kommt es infolge von Verletzungen und Verlust von Teilen des Körpers bei dessen Wiederherstellung zur Rückbildung und Zerstörung anderer Körperteile, die sich bei der Restitution nicht verwenden lassen und deshalb entfernt werden müssen. Solche regulatorische Reduktionen treten auch bei höheren Pflanzen auf, wenn bereits ausgebildete Teile in anders gebaute übergeführt werden sollen. In anschaulicher Weise ergab sich dies bei Vöchtings bekannten Versuchen über die andersartige Verwendung bestimmter Pflanzenteile, besonders über das Hervorrufen von Knollen an sonst nicht dafür bestimmten Stellen, ihre Einschaltung in das Sproßsystem und Überführung bzw. Ersetzung durch Laubsprosse, sowie Ersatz des Stammes durch die Wurzel usw., wie sie an der Kartoffel, *Dahlia*, *Oxalis* und anderen Pflanzen ausgeführt wurden.

Bei der Umgestaltung von Sproßteilen, besonders der Internodien in Knollen, vermögen die darin befindlichen Organe, z. B. die Gefäßbündel, die an sie gestellten neuen Aufgaben nicht zu erfüllen; sie werden daher allmählich zurückgebildet und gehen schließlich zugrunde, um durch geeignetere ersetzt zu werden. Es ist anzunehmen, daß bei den oft recht weitgehenden Regulationen am Pflanzenkörper, die wir früher (S. 354ff.) kennen lernten, derartige Rückbildungen mehr oder weniger umfangreicher Gewebsteile unvermeidlich sind, wenn die betreffenden Körperteile in solche von ganz anderer Struktur und Leistung übergeführt werden müssen. Abgesehen davon, daß die Organe den Verrichtungen, die sie zu erfüllen haben, nicht mehr gewachsen sind und deshalb für sie andere geschaffen werden, die ohne weiteres an ihre Stelle treten, dürften sie, wenn letzteres nicht geschieht, weil funktionslos geworden und ungenügend ernährt durch die sich fortwährend entwickelnden neuen Teile verdrängt und schließlich ganz zurückgebildet werden.

Ist der zu regulierende Körperteil verhältnismäßig einfach gebaut, so könnte man sich denken, daß die nicht zu weit differenzierten Zellen zu Umbildungen befähigt waren und aus sich heraus die neuen Teile zu liefern vermöchten. Man könnte sich weiter vorstellen, daß die pflanzlichen Zellen, auch wenn sie eine höhere Differenzierung erlangten, dennoch in der Lage waren, eine Rück- und Umdifferenzierung durchzumachen. Neben vielen anderen

konnte das seinerzeit von H. Winkler beobachtete Beispiel der Umwandlung von Blütenblättern und Narben in Laubblätter in besonders geeigneter Weise zur Erläuterung eines derartigen Verhaltens dienen (Fig. 204 S. 359). Nach Winkler handelt es sich dabei um „fertige, vollkommen differenzierte Organe, um Organe, deren prospektive Potenz gleich Null ist und die sich doch noch nachträglich umdifferenzieren zu Gebilden von durchaus anderer Form und Struktur, obwohl in ihnen keine embryonalen oder kambialen Zellen vorhanden sind". Das letztere wird also ausdrücklich versichert und desgleichen für andere der vorher (S. 354ff.) erwähnten Regulationen angenommen. So hebt Winkler für die (S. 356) bereits erwähnte Metamorphose des eingeschalteten Blattstiels von *Torenia* als besonders beachtenswert hervor, daß es sich dabei um die nachträgliche Umdifferenzierung eines fertig ausgebildeten Organs handelt. Das gilt aber nicht nur für diesen Körperteil im ganzen, sondern auch für jede einzelne der Zellen, aus denen er sich zusammensetzt.

Ebenso widmete Vöchting (1900, 1908) bei seinen Untersuchungen über die Strukturveränderungen der Knollenpflanzen diesen Vorgängen seine besondere Aufmerksamkeit. Immer wieder wirft er die Frage nach der Spezietät der Zellen auf. Um nur eine der bei der Gewebsregeneration und Metamorphose in der Kohlrabiknolle behandelten Erscheinungen zu nennen, so betrifft sie die Umwandlung bestimmter, längst differenzierter Gewebselemente. Es handelt sich dabei um die Zurückführung nicht nur der zartwandigen, sondern auch der mit kollenchymatisch verdickten Wänden versehenen Zellen im inneren Gefäßteil der Leitbündel. Diese anscheinenden Dauerzellen können durch geeignete Versuchsanordnung in einen neuen Wachstumszustand übergeführt und zu erneuter Teilung veranlaßt werden. Dadurch geht aus ihnen ein bildungsfähiges Kambium hervor, das seinerseits wieder zum Hervorbringen der Zellarten des Weichbastes, der Siebröhren, Geleitzellen usw. übergeht, d. h. also Entdifferenzierung des spezialisierten Zellenmaterials mit nachfolgender Ausbildung spezifischer Gewebe, wie sie bei dem Ersatz der verlorenen Teile gebraucht werden.

Unter Umständen werden längst verholzte Zellen in einen bildungsfähigen Zustand übergeführt, wie dies E. Schilling (1923) bei seinen Umknickungsversuchen an Flachsstengeln beschrieb. Die an der Knickungsstelle auftretenden Verdickungen werden durch Zellwucherungen hervorgerufen. Dabei findet eine „Entholzung" statt (Fig. 223 und 224), indem die dicken und festen Membranen

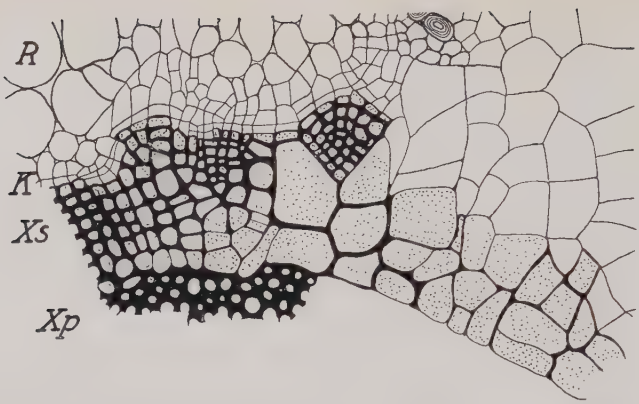


Fig. 223. Querschnitt eines Flachsstengels an der 12 Tage alten Knickstelle. *R* Rinde, *K* Kambium, *Xs* und *Xp* sekundäres und primäres Xylem (nach E. Schilling 1923)

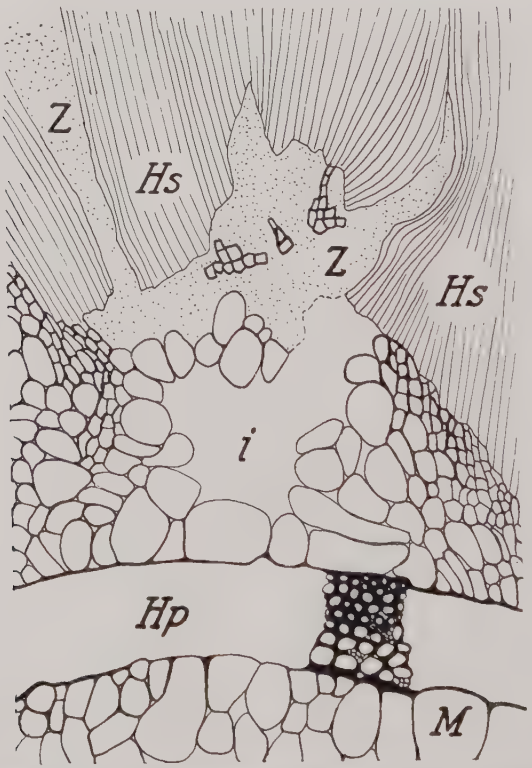


Fig. 224. Querschnitt des Flachsstengels 36 Tage nach dem Knicken. *Hp* der primäre Holzring, *M* Mark, *i* durch die Knickung entstandener Hohlraum, *Hs* sekundäres Holz, *Z* dünnwandige Zellen mit reiner Zellulosenreaktion (nach Schilling)

erst des sekundären, später auch des primären Holzes wieder dünn und geschmeidig werden. Übrigens können Gruppen von Zellen bei diesem Vorgang ihre Verholzung beibehalten und verlagert werden. Die meisten Zellen aber werden dünnwandig und gehen alsbald in Teilung über (Fig. 223 und 224). Der ganze Vorgang wird durch die schematisierte Darstellung der Fig. 225 erläutert, die eine dieser Zellen im Entholzungsprozeß, sowie in der darauf folgenden Streckung und Teilung darstellt. Danach würde also aus einem stark differenzierten ein vollständig teilungsfähiges, von neuem wucherndes Gewebe entstehen (Fig. 224).

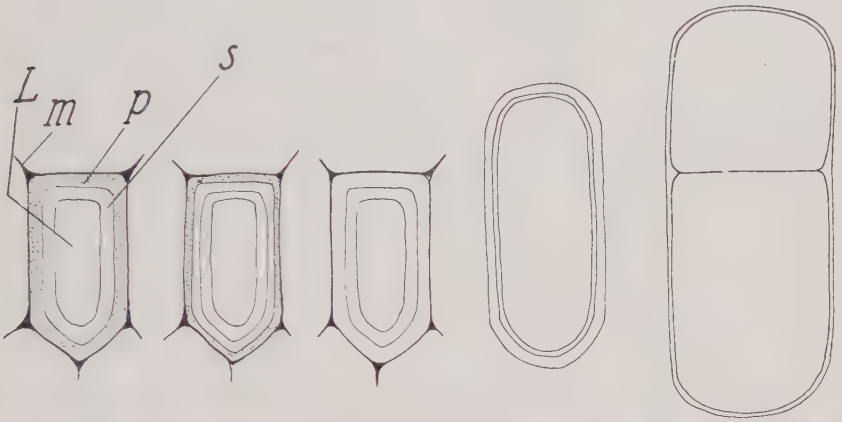


Fig. 225. Schema der Entholzung; die verletzte Prosenchymzelle wird in eine dünnwandige Wucherzelle verwandelt und teilt sich, *L* Lumen, *m* Mittellamelle, *p* primäre, *s* sekundäre Membran (nach E. Schilling).

So bestimmt gerade die letztere Darstellung gegeben wird, vermag man sich dennoch bei allen diesen Vorgängen nicht recht des Verdachts zu enthalten, daß wenn auch nicht sichtbar und schwer nachzuweisen zwischen den spezifisch differenzierten Zellen solche indifferenten und embryonalen Charakters einzeln oder in Gruppen vorhanden sein möchten, die nötigenfalls in Aktion treten und die Neubildungen veranlassen.

Obwohl die Vorstellung, daß die von ihren festen Membranen umgebenen Zellen in einen embryonalen Zustand zurückkehren sollen, eine gewisse Schwierigkeit bereitet, so erwecken die vorliegenden Untersuchungen schließlich doch den Eindruck, daß die pflanzlichen gegenüber den tierischen Zellen in dieser Beziehung bildungsfähiger sind. Die Botaniker stehen jedenfalls auf diesem Standpunkt. Mit Nachdruck wurde von den darin erfahrenen For-

schern die große Umwandlungsfähigkeit und „Äquipotentialität" der Zellen betont. „In jedem größeren oder kleineren Komplex lebendiger Zellen sind die inneren Bedingungen vorhanden, unter denen sich unter geeigneten äußeren Faktoren das Ganze aufbauen kann", sagt Vöchting und ebenso legt Goebel in seinen bekannten Regenerationsarbeiten ein großes Gewicht auf diese Äquipotentialität der Pflanzenzellen.

Die somatischen Zellen sind nach Goebels Auffassung embryonale Zellen, die gewissermaßen inkrustiert sind. Diese Inkrustation kann jedoch bei vielen Pflanzen zumal dann, wenn sie nicht zu weit fortgeschritten ist, wieder aufgelöst werden und die Zelle wird gewissermaßen wieder embryonal. „Theoretisch wäre auch jede somatische Zelle der späteren Entwicklungsstadien noch fähig, sich zu einer neuen Pflanze zu entwickeln; daß sie das nicht tut, ist durch die Beeinflussung von seiten der anderen Zellen bedingt. Wird diese aufgehoben (sei es durch Abtrennung oder auf andere Weise), so kann die Zelle wieder embryonal werden, falls sie überhaupt im isolierten Zustand existenzfähig ist." Auch für E. Küster (1925) unterliegt es keinem Zweifel, daß pflanzliche Zellen eine Rückdifferenzierung erleben können: „Autonom und veranlaßt durch irgendwelche Angriffe äußerer Agentien können Zellen der verschiedenartigsten Dauergewebe wieder embryonal oder meristematisch werden." Linsbauer (1916 u. 1925) möchte ein „regressives" von einem „progressiven Meristem" unterscheiden und beide dadurch kennzeichnen, daß dieses auf den Weg der Teilung zu steigender Differenzierung unter gleichzeitiger Abnahme der Determinierung führt, während bei jenem gerade umgekehrt die Teilungen ein Zellenmaterial von geringerem Differenzierungsgrad und zunehmender Entwicklungspotenz entstehen lassen.

Angenommen, die Zurückführung einer hinsichtlich ihres Plasmakörpers, der Ein- und Anlagerungen in ihm stark differenzierten Zelle wäre möglich, wie man nach den vorstehenden Äußerungen und anderen Darstellungen annehmen muß, so sind dazu weitgehendste Änderungen in der Zelle notwendig. Die sich dabei abspielenden biochemisch-physikalischen Vorgänge entziehen sich einstweilen unserer sicheren Beurteilung; auch können sie, soweit man sich ein Bild davon zu machen suchte, hier nicht behandelt werden. Eine Zusammenstellung darüber findet sich bei F. Weber (1924).

In Verbindung mit diesen Betrachtungen sei nochmals, wenn auch nicht eigentlich zu den Regulationen gehörig, auf die schon

früher (Kap. 2 S. 48ff.) behandelte Entstehung blattbürtiger Sprosse verschiedener Pflanzen (*Torenia*, *Begonia*, *Drosera*) hingewiesen. Nach der Annahme der sich eingehend damit beschäftigenden Forscher sind es auch hier nicht etwaige aus dem Meristemzustand des Blattes zurückgebliebene embryonale Zellenherde, sondern ganz normal differenzierte Epidermiszellen, aus denen die Sprosse hervorgehen (H. Winkler). Diese legen sich zu 4 oder 5 zur Bildung eines Vegetationspunktes zusammen oder aber eine einzige solche Zelle teilt sich ähnlich wie bei der Eifurchung, was dem Vorgang eine noch größere Ursprünglichkeit verleiht. Die Zelle nimmt dabei zunächst kaum an Umfang zu; erst in späteren Ausbildungsstadien beginnen sich die Sproßanlagen als flachgewölbte Höcker über die Oberfläche der Blattspreite zu erheben, um sodann ihre Entwicklung zu den blattbürtigen Sprossen zu durchlaufen. Wenn es sich bei deren Ausgangspunkt tatsächlich um spezialisierte Epidermiszellen handelt, so liegt die Umbildungsfähigkeit bereits differenzierter Zellen in diesem Fall besonders klar zutage.

14. Kapitel

Kompensatorische Regulation

1. Kompensatorische Regulation und Hypertrophie bei Pflanzen

Die Möglichkeiten, mit denen der Organismus den Verletzungen seiner Körperteile begegnen und die angerichteten Schäden ersetzen kann, sind sehr verschiedener Art. Zwar geht dies aus den bisher mitgeteilten Tatsachen schon hervor, jedoch ist die Zahl dieser Möglichkeiten damit noch nicht erschöpft. Eine besondere Art des Ersatzes besteht darin, daß der Verlust eines Körperteils die stärkere Ausbildung eines anderen zur Folge hat. Eine solche Kompensation zwischen verschiedenen Körperteilen ist uns bei den vorher besprochenen Regulationen am Pflanzenkörper schon mehrfach entgegengetreten; es sei nur an das Auftreten von Sprossen, Knollen und anderen Organen erinnert, wenn diese an den normaler Weise dafür bestimmten Stellen entfernt wurden.

Alle diese Vorgänge sind mit mehr oder weniger eingreifenden Veränderungen der Organisation verbunden, wofür die Ersatzknollenbildung an verschiedenen Stellen von Sproß oder Wurzel nach Entfernen der gewöhnlichen Knollen ein gutes Beispiel liefert (vgl. S. 386). An den betreffenden Stellen des Sprosses, an dessen Knospen, an der Wurzel oder wo sich sonst geeignete Orte dafür finden, entsteht durch neu eintretende Zellteilungen im Kambium, Mark und Rinde ein zartwandiges, parenchymatisches Gewebe, wie es den Knollen als Speichergewebe eigentümlich ist, bis sich wirkliche Knollen daraus entwickeln. Entsprechende strukturelle Umwandlungen erfolgen bei der Einschaltung des Blattstiels als Stengel in das Sproßsystem (S. 356).

Die Zahl derartiger Beispiele ließe sich noch beliebig vermehren, doch fallen sie außerdem unter den Begriff der gewöhnlichen Regulationen und mußten deshalb schon früher behandelt werden. Geeignetere und augenfälligere Beispiele liefern die Ersatzbildungen für die verlorengegangene Hauptwurzel oder den Gipfel-

sproß. Wird die Hauptwurzel abgeschnitten oder auch nur ihrer Spitze beraubt, so pflegen sich die nächststehenden Seitenwurzeln aus ihrer mehr horizontalen Stellung in eine geneigte Lage nach abwärts zu krümmen. Wenn zwischen dem Hauptsproß und den Seitensprossen ein struktureller Unterschied besteht, wie er bei unseren einheimischen Nadelbäumen (Tannen und Fichten) als radiär gebauter Gipfeltrieb und zweizeiliger Seitentrieb vorhanden ist, so tritt die kompensatorische Regulation besonders deutlich hervor und ist im Freien allenthalben zu beobachten. Wurde der Gipfelsproß durch irgendwelche äußere Einflüsse abgebrochen oder auch nur abgeknickt, so kann sich einer der annähernd horizontal stehenden Seitentriebe allmählich aufrichten und dem Haupttrieb dadurch sehr ähnlich werden, daß er aus dem dorsoventralen in einen radiären Bau übergeht. Das gleiche kann auch mit einigen Seitensprossen geschehen. Eingehendere Angaben darüber finden sich bei Goebel(1908).

Die Erscheinung, daß durch Entfernen gewisser Teile des Pflanzenkörpers andere beeinflußt, in ihrer Stellung und Struktur verändert werden, ist im Pflanzenreich sehr verbreitet. Derartige Beziehungen finden sich zwischen den verschiedenen Sproßformen, Blättern und Blütenteilen. Auch darüber wurde im Vorhergehenden schon verschiedenes mitgeteilt, im übrigen sei auf die zusammenfassenden Darstellungen von Goebel (1908), Winkler (1913), Ungerer (1919) und Küster (1925) verwiesen.

Besonders deutlich tritt die Erscheinung dann hervor, wenn es sich nur um ganz wenige für einander eintretende Teile handelt, wie es bei den Gipfel- und Seitentrieben der Koniferen der Fall ist und noch mehr bei solchen Organen, die nur in der Zweizahl vorhanden sind, wie etwa bei den Kotyledonen. Sind diese gar von verschiedener Größe, wie bei *Streptocarpus* und *Monophyllaea*, so tritt das typische des Vorgangs noch klarer zutage. Wird das größere der beiden Keimblätter frühzeitig abgeschnitten, so entwickelt sich das für gewöhnlich kleinbleibende Keimblatt zur Größe des andern. Dieses Verhalten hat man mit dem Namen der kompensatorischen Hypertrophie belegt; es läßt sich auch bei anderen Pflanzen auf experimentellem Wege unschwer feststellen. Goebel sah die Nebenblätter von *Vicia faba* bei frühzeitigem Entfernen der Blattspreite zu ungewöhnlicher Größe heranwachsen. Aus der Kultur mancher Pflanzen sind ähnliche Erscheinungen allgemein bekannt, z. B. vom Tabak, bei dem nach Entfernen der Gipfel- und Seitentriebe die Blätter an Umfang erheblich zunehmen.

Werden die Blätter auf der einen Seite einer Pflanze weggenommen, so können sich die stehengebliebenen Blätter der anderen Seite vergrößern, womit der Verlust bis zu einem gewissen Grade ausgeglichen wird. Derartige kompensatorische Regulationen werden sich kaum ohne gewisse Abänderungen des äußeren und inneren Baus vollziehen lassen und solche sind in einigen Fällen durch genauere Untersuchungen festgestellt worden. Bekannt dafür sind besonders Vöchtings nach verschiedener Richtung unternommenen Versuche. Entfernte er z. B. an Kohlrabipflanzen nicht nur die Blütenstände, sondern auch sämtliche Achselknospen, so schwollen die Blattkissen zu unförmlichen breiten Körpern an, die vom Rindenparenchym des Kissens und den darin enthaltenen Gefäßsträngen gebildet wurden. Diese selbst erfahren dabei wie auch das übrige Gewebe starke strukturelle Abänderungen. Ähnliches gilt für die stehenbleibenden Blätter oder für Teile des Stengels nach Entgipfelung des Stammes usw.

Beim Entfernen der Blütenstände kann sich der rein vegetative Teil des Sproßsystems kräftiger entfalten oder auch dann, wenn die Fruchtung verhindert wird. Allgemein bekannt ist das Verhalten der übereinander zahlreiche Blüten tragenden Blütenstände wie *Digitalis*, *Oenothera* u. a., bei denen die oberen Blüten unter dem Einfluß der bereits abgeblüten und fruchtenden unteren Blüten nicht mehr zum Entfalten kommen. Sie brauchen jedoch dann nicht zu verkümmern, wenn die unteren Blüten nicht bestäubt oder aus irgend einem Grunde an der Fruchtung verhindert werden. Derartige Abhängigkeiten (Korrelationen) zwischen einzelnen Teilen der Pflanze, die sich besonders bei Schädigung oder Verlust gewisser Körperteile geltend machen, ließen sich noch zahlreiche andere anführen, doch muß auch in dieser Beziehung auf die Einzelarbeiten und zusammenfassenden Darstellungen der oben genannten Autoren verwiesen werden.

2. Kompensatorische Regulation bei Tieren

Das Verhalten der Pflanzen, bei denen durch kompensatorische Regulation der Ersatz eines der beiden vorhandenen gleichartigen Organe erfolgt, erinnert an dasjenige der bilateral symmetrischen Tiere, deren zweiseitig verteilte Organe eine ähnliche Regulation erfahren können. Ausgezeichnete Beispiele dafür bieten die asymmetrisch ausgebildeten Organe mancher Tiere wie das Operculum des Röhrenwurmes *Hydroides* und die ungleichen Scheren der Dekapoden.

Hydroides dianthus trägt wie andere Serpuliden an einer aus der Öffnung der Kalkröhre hervorragenden Kiemenkrone ein (durch

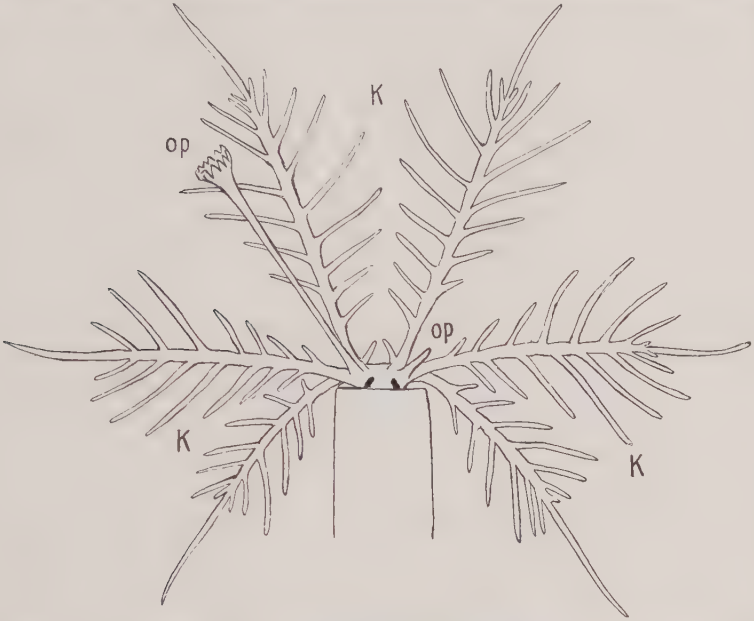


Fig. 226. Aus der Röhre hervorragender Kopf von *Hydroides dianthus* mit Kiemen (*k*), funktionierendem und rudimentärem Operculum (*op*) (nach Zeleny)

Umwandlung eines Kiemenfadens zustande gekommenes) Operculum, das beim Zurückziehen des Wurmes die Röhre deckelartig abschließt (Fig. 226) Außer diesem langgestielten, gut ausgebildeten ist noch ein kurzes, unentwickeltes (sogen. rudimentäres) Operculum vorhanden (Fig. 226 und 227). Gewöhnlich ist das ausgebildete Operculum das rechtseitige und das linke das rudimentäre, doch kann auch der umgekehrte Fall eintreten. Wenn das gestielte, am Ende trichterartig verbreiterte Organ unten abgeschnitten wird, so erfolgt keine Regeneration, sondern es tritt nur

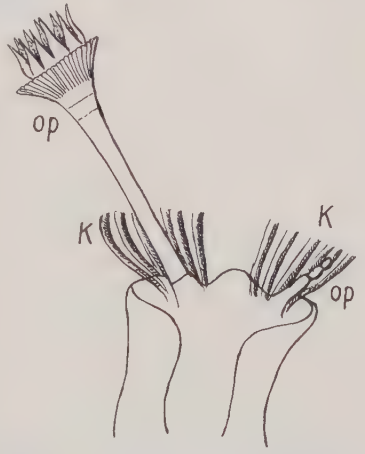


Fig. 227. Vorderende von *Hydroides dianthus* mit dem funktionierenden und rudimentären Operculum (*op*) und den nur angedeuteten Kiemenfäden (*k*) (nach Zeleny)

eine leichte, knopfförmige Anschwellung am Stumpf auf. Dagegen beginnt das kurze Operculum der anderen Seite alsbald sich zu entwickeln und wächst zur Größe des funktionierenden Organs heran (Zeleny). Es scheint also leichter zu sein, das bereits in der Anlage vorhandene Organ zur weiteren Ausbildung zu bringen, als das verloren gegangene durch Reparation zu ersetzen; jedenfalls wird das funktionelle Gleichgewicht wieder hergestellt.

Letzteres gilt in gleicher Weise für das noch bekanntere Beispiel der Heterochelie bei den höheren Krebsen. Sowohl bei den langschwänzigen wie kurzschwänzigen Krebsen (Macruren und Bra-

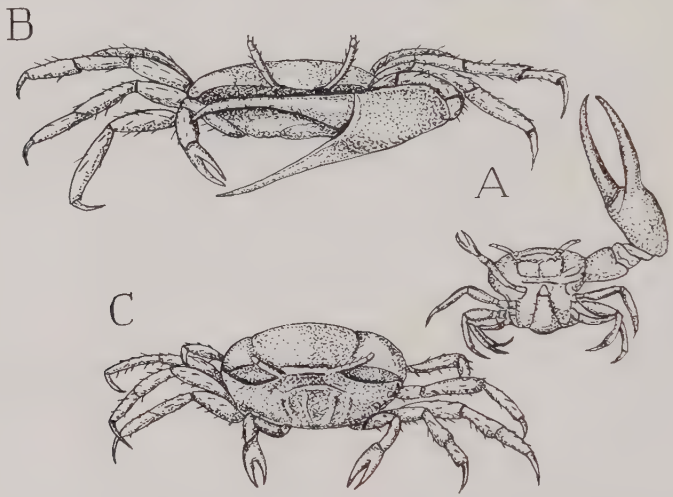


Fig. 228. *A Gelasimus pugnax*, Männchen von der Bauchseite gesehen, *B* von vorn, *C* Weibchen (nach Przibram 1917 und Morgan 1924)

chyuren) ist die merkwürdige Erscheinung anzutreffen, daß am ersten, selten am zweiten Beinpaar (Palaemoniden, Pontoniiden) die Scheren eine Asymmetrie zeigen, die bei manchen Arten zu einem sehr bedeutenden Größenunterschied der Scheren führt (Fig. 228 und 229). Diese Arten stehen dadurch im Gegensatz zu anderen, bei denen die Scheren gleich sind, wofür der Flußkrebs ein Beispiel liefert. Aber die Homoiochelie kann auch bei den Arten angetroffen werden, die sonst heterochel sind, nämlich in der Jugend oder im weiblichen Geschlecht, während die Männchen heterochel sind (Fig. 228). Darüber wie über die Entwicklung der Heterochelie und das Verhalten der verschiedenen Krebsarten findet man eingehenderes in den Arbeiten von Przibram und den anderen sich damit be-

schäftigenden Autoren (E. B. Wilson, Baudouin, Morgan, Zeleny). Hier interessierten die zuerst von Przibram festgestellte Scherenumkehr beim Entfernen der großen Schere.

Wird bei gewissen Krebsarten (Fig. 229) die große (Schnalz-, Knack-) Schere entfernt, so wächst an ihrer Stelle eine kleinere, die sog. Zwickschere nach, während die von der Operation gar nicht betroffene kleine Zwickschere der Gegenseite sich im Laufe weiterer Häutungen zu einer großen Knackschere umgestaltet (Fig. 229).

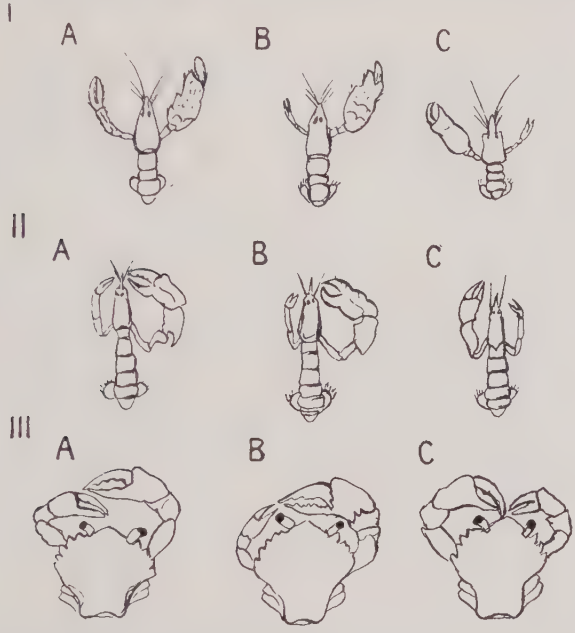


Fig. 229. Heterochelie einiger Dekapoden; *I Alpheus*, *II Calianassa*, *III Portunus*. *A* gewöhnliche Scherenasymmetrie, *B* Restitution der linken Schere, *C* Scherenaustausch (nach Przibram)

Also ein Ersatz des Verlorenen durch kompensatorische Regulation oder Hypertrophie, wie wir sie vorher von den Keimblättern bei *Streptocarpus* kennen lernten.

So verläuft der Ersatz der verlorenen Knackschere jedoch nicht immer. Während er sich auffallenderweise bei ganz verschiedenartigen Krebsen derartig vollzieht (Fig. 229), wird die große „Winkerschere" von *Gelasimus pugnax* (Fig. 228) nach dem Entfernen wieder durch eine solche ersetzt. Bei demselben Tier kann nach vollständigem Entfernen der Winkerschere und nachfolgendem Abwerfen der Zwickschere die Ausbildung von zwei gleichen Scheren erfolgen, welcher Zustand sich durch mehrere Häutungen erhält. Wird jedoch die frühere Winkerschere abgeworfen, so kommt es bei der nächsten Häutung zur Bildung einer

Winkerschere (*Przibram*). Andere Arten des Scherenersatzes, besonders bei heranwachsenden Tieren, wurden von Morgan (1922—24) festgestellt. Die jungen Krebse besitzen Scheren von gleicher Größe; geht eine davon verloren, so kann sich die andere zu der großen Schere ausbilden. Welche das ist, bleibt dem Zufall überlassen, woraus sich die Entwicklung der Knackschere bald auf der rechten und bald auf der linken Seite (Rechts- und Linkshändigkeit) erklärt. Geht die Zwickschere verloren, so wird sie durch eine kleine Schere ersetzt, ebenso wie dies für die kleinen Scheren der weiblichen Krebse gilt. Wie man sieht, bestehen auch gewisse Beziehungen zwischen Scherenausbildung und Fortpflanzung, welcher Zusammenhang ebenfalls in den oben erwähnten Untersuchungen behandelt wird (Przibram 1901—1917, Morgan 1921—1924).

3. Kompensatorische Hypertrophie bei Tieren

Überschreitungen des normalen, den ganzen Körper oder seine einzelnen Teile betreffenden Wachstums sind nichts ungewöhnliches. Handelt es sich dabei um ein über den Gesamtkörper verbreitetes, ungefähr gleichmäßiges Wachstum, so führt dieses zu einem allgemeinen Riesenwuchs, doch braucht dieser auch nur einzelne Körperteile, beim Menschen z. B. die Gliedmaßen oder wieder nur Teile von ihnen wie Hände und Füße, das Gehirn, die Mammae usw. zu betreffen. Bei einem derartigen partiellen Riesenwuchs können die Bestandteile trotz ihrer Vergrößerung in einem ungefähr normalen Verhältnis zueinander bleiben, so daß die Gesamtform ziemlich gewahrt wird; es können aber auch nur einzelne, weniger umfangreiche Teile in Wucherung geraten, wofür die in beschränkterem oder weiteren Umfang erfolgende partielle Hypertrophie des Papillarkörpers an den Händen und Füßen des Menschen ein geeignetes Beispiel liefert.

Hypertrophien von Teilen der Organe können im Zusammenhang mit deren Erkrankung auftreten, beim Menschen z. B. als Wachstumshypertrophie der Muskulatur des Herzens, Darmkanals, der Nieren und anderer Organe. Die an diesen Organen stattfindenden krankhaften Veränderungen bedingen unter Umständen eine stärkere Inanspruchnahme und infolgedessen eine kräftigere Ausbildung der Muskulatur, so der Herzmuskulatur beim Vorhandensein von Klappenfehlern oder der glatten Muskelfasern des Magendarmtraktus vor einer Darmverengerung.

Der akzessorischen steht eine funktionelle oder physiologische Hypertrophie gegenüber, zu der jene pathologische Hypertrophie bereits hinleitet. Besonders bekannt dafür ist die durch fortdauernde Übung sehr weit zu steigernde Zunahme der

Extremitätenmuskulatur bei Ringern, Läufern usw., ebenso die Verstärkung des Uterusmuskulatur und des Milchdrüsengewebes während der Schwangerschaft

Im Gegensatz zu den erwähnten Formen der Hypertrophie besteht die kompensatorische Hypertrophie darin, daß entweder beträchtliche Teile eines Organs verloren gehen und die übrig bleibenden Teile eine erhebliche Volumzunahme erfahren oder daß nach Entfernen eines Organs der einen Körperseite dasjenige der andern Seite an Umfang zunimmt und dadurch den Verlust (zum mindesten teilweise) ersetzt. Für das erstere Verhalten bietet die Leber ein geeignetes Beispiel. Gehen infolge krankhafter Veränderungen oder durch Verletzungen Teile der Leber verloren, so findet durch Neubildungen ein gewisser Ersatz statt (Kap. 9 S. 288). Hier kommt jedoch mehr die Erscheinung in Frage, daß nach Verlust eines Teils der Leber der erhaltengebliebene Teil eine Volumzunahme erfährt (Ponfick). Das gilt offenbar beim Entfernen größerer Teile des Organs, wodurch eine stürmisch verlaufende Ersatzwucherung ausgelöst wird, während bei dem allmählich, infolge chronisch verlaufender Krankheit eintretenden Verlust nur eine Vergrößerung der vorhandenen Leberläppchen, wie eine solche der Leberzellen eintritt, nicht aber eine Neubildung von Läppchen (K. Rochs, C. de Leeuw 1912). Von einer kompensatorischen Hypertrophie der Leber kann dann nur in recht beschränktem Maß die Rede sein. Sehr erfolgreich erwiesen sich dagegen in dieser Beziehung die an niederen Wirbeltieren angestellten Versuche; so erzielte Schaxel (1921) am Axolotl durch Entfernen des größeren rechten Leberlappens eine starke Vergrößerung des unverletzten linken Lappens, der eine Veränderung seiner Form und Lage erfährt, wodurch er sich nach der rechten Seite hin ausbreitet. Hier erfolgt die kompensatorische Hypertrophie zwar noch an ein und demselben Organ, aber immerhin an verschiedenen Teilen. In anderen Fällen, wie bei den Nieren, Hoden, Milchdrüsen vollzieht sich die Hypertrophie an dem Organ der entgegengesetzten Seite.

Daß beim Unbrauchbarwerden eines Teils der Niere der gesunde Teil für ihn eintritt und eine Volumzunahme erfährt, wurde bereits früher mitgeteilt, ebenso daß letzteres in erheblichem Maße mit der gegenseitigen Niere geschieht, wenn die andere ausgeschaltet ist (S. 291). Ähnliches gilt für die Hoden, für welche nach Entfernen des einen bei jungen Kaninchen die Volumen- und Gewichtszunahme des anderen festgestellt wurde (Ribbert). Die ebenfalls

von Ribbert an jungen Kaninchen angestellten Versuche zeigten, daß nach Entfernen der größeren Zahl der Milchdrüsen die zurückbleibenden einen bedeutend stärkeren Umfang als die normalen annahmen und daß somit auch bei diesen Organen eine kompensatorische Hypertrophie eintritt. Bei allen diesen Erscheinungen besteht infolge des Verlustes von Organen oder Organteilen die Notwendigkeit einer Funktionssteigerung der erhalten gebliebenen Teile. Der Funktionsreiz in Verbindung mit der gesteigerten Ernährung bewirkt eine stärkere Ausbildung entweder durch Vergrößerung oder falls dies durchführbar ist, durch Vermehrung der Zellenelemente. Auf diese Weise kommt es zu der den Funktionsausgleich herbeiführenden Hypertrophie des betreffenden Organs.

15. Kapitel

Atypische Regeneration

Unvollständige und überschüssige Bildungen

1. Mangelnde und unvollständige Regeneration. Subregeneration

Die im 5. Kapitel über die Verbreitung der Regeneration gegebenen Ausführungen ließen bereits erkennen, daß die Regenerationsfähigkeit bei einander sehr nahestehenden Tieren eine ganz verschiedene sein kann, indem die einen sehr stark, die anderen wenig oder gar nicht dazu neigen. Es sei nur an die Planarien auf der einen, die Polycladen und rhabdocölen Turbellarien auf der anderen Seite erinnert oder an die noch im ausgewachsenen Zustand ungemein regenerationsfähigen Urodelen und die damit sehr viel weniger ausgestatteten Anuren. Ferner ergab sich aus jenen Darlegungen ein im allgemeinen mit der zunehmenden Organisationshöhe abnehmendes Regenerationsvermögen. Daß sich dieses in den einzelnen Regionen des Körpers verschieden verhalten kann, lernten wir ebenfalls bereits kennen und werden uns damit noch beschäftigen müssen (Kap. 21).

Wer sich mit Regenerationsversuchen abgegeben hat, weiß überdies, daß sie abgesehen von Jugend, Alter und anderen Zuständen der dazu verwendeten Tiere individuell recht verschieden ausfallen. Es wirken da alle möglichen, oft nicht zu übersehenden Umstände mit. Während derselbe Versuch bei dem einen Tier ausgezeichnet gelingt, versagt er bei einem anderen Individuum der gleichen Art, auch wenn er mit allen Vorsichtsmaßregeln angestellt wurde. Dann kommen nur kümmerliche, ungenaue und unvollständige Regenerate zustande oder diese bleiben überhaupt gänzlich aus. Wenn es sich nicht um leicht erkennbare äußere oder innere Bedingungen handelt, sind die Ursachen dieses Verhaltens meist nicht festzustellen. Nicht selten wird die mangelnde Ausbildungsmöglichkeit durch die infolge der Verletzung eingetretene unge-

nügende Stoffzufuhr, also durch unzureichende Ernährung des betreffenden Körperteils herbeigeführt sein.

Wenn bei sonst ausgezeichnet regenerationsfähigen Tieren wie Oligochaeten, Planarien oder Süßwasserpolypen zu kleine Teilstücke verwendet werden, so fehlt es offenbar an dem zur Ausführung der Regeneration nötigen Material; wohl erfolgt ein Ansatz dazu, etwa durch Bildung eines Regenerationskegels, aber dieser erfährt nur eine höchst mangelhafte oder gar keine weitere Ausgestaltung, so daß die Reparation in der Anlage stecken bleibt.

Fig. 230. Nach Entfernen des rechten Hinterbeins verhinderte Regeneration beim Axolotl; Vernarbung der Haut 10 Monate nach der Operation an der 30 mm langen und bis 180 mm gewachsenen Larve (nach J. Schaxel 1921)

Die in den genannten und vielen anderen Fällen zustande kommenden Neubildungen erscheinen nicht selten so unvollständig, daß sie mit den unter günstigeren Verhältnissen bei denselben Tieren erzielten Regeneraten kaum vergleichbar sind. So werden abgelöste Gliedmaßen der Arthropoden oder auch der Schwanzlurche häufig nur durch einen längeren oder kürzeren Stumpf ersetzt, wie auch die Regeneration ganz ausbleiben kann. Eine solche „Verhinderung der Regeneration“ läßt sich auch auf experimentellem Wege erzielen (Schaxel 1921 und 1923). Wird bei jungen Axolotln dafür gesorgt, daß nach Entfernen der Extremität ein möglichst rascher Wundverschluß (etwa durch Vernähen der Wundränder, Anlegen von Druckklemmen oder Aufpflanzen eines anderswo hergenommenen Hautlappens [Harrison 1918, Milojevic 1924]) herbeigeführt wird, so unterbleibt die Wiederherstellung der Extremität. Die Wunde verheilt und an der Stelle, wo sonst die Regenerationsknospe auftritt, erscheint eine mehr oder weniger regelmäßige Überhäutung, welcher Zustand dauernd erhalten bleibt (Fig. 230).

Ungefähr entsprechend, nur durch die Chitinbekleidung des Körpers beeinflußt, vollzieht sich der Vorgang bei den Arthropoden, z. B. bei der Phasmide *Carausius morosus* nach den Beobachtungen von Schaxel und Adensamer (1923). Wenn durch Wegnahme eines Beines dicht am Rumpf unter Verhinderung des Ausbildens der

schützenden Chitinkapsel (Kap. 5 S. 151) die Wiederherstellung des Beines verhindert wird, so erfolgt an dessen Stelle die Abscheidung und spätere Erhärtung in ziemlich unregelmäßiger, narbenartiger Weise (Fig. 231 *A* und *B*). Auch in diesem Fall bleibt der Zustand dauernd erhalten.

Selbst wenn es zunächst den Anschein hat, als ob die neugebildeten Regenerate den verlorenen Körperteilen sehr ähnlich sind,

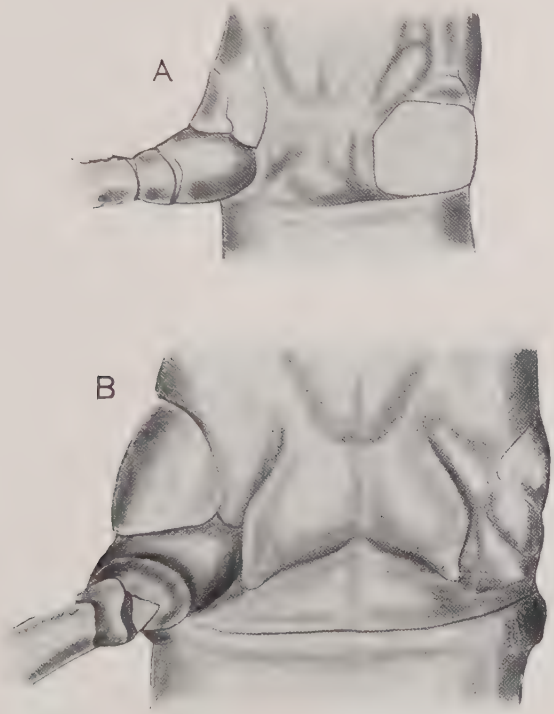


Fig. 231. Vernarbung der Wundstelle nach Wegnahme des linken Mittelbeins von *Carausius morosus; A* einen Tag nach der Entfernung des Beines dicht am Rumpf. *B* die spätere Ausbildung der unregelmäßig gestalteten Chitinplatten über der Wundstelle (nach Schaxel und Adensamer 1923)

weisen sie nicht selten gewisse, nicht ohne weiteres erkennbare Mängel auf. Dafür bietet der regenerierte Eidechsenschwanz ein gutes Beispiel. Äußerlich erscheint er, abgesehen von gewissen Verschiedenheiten in der Beschuppung dem normalen Schwanz sehr ähnlich und auch funktionell ganz gut brauchbar. Bei genauerer Untersuchung stellt sich jedoch heraus, daß die Wiederherstellung des inneren Baus gegenüber der Norm ziemlich mangelhaft ist,

indem wesentliche Bestandteile wie die Wirbel und damit solche der Muskulatur, des Nervensystems usw. fehlen (Fig. 92 und 93 S. 128 und Fig. 149 S. 217).

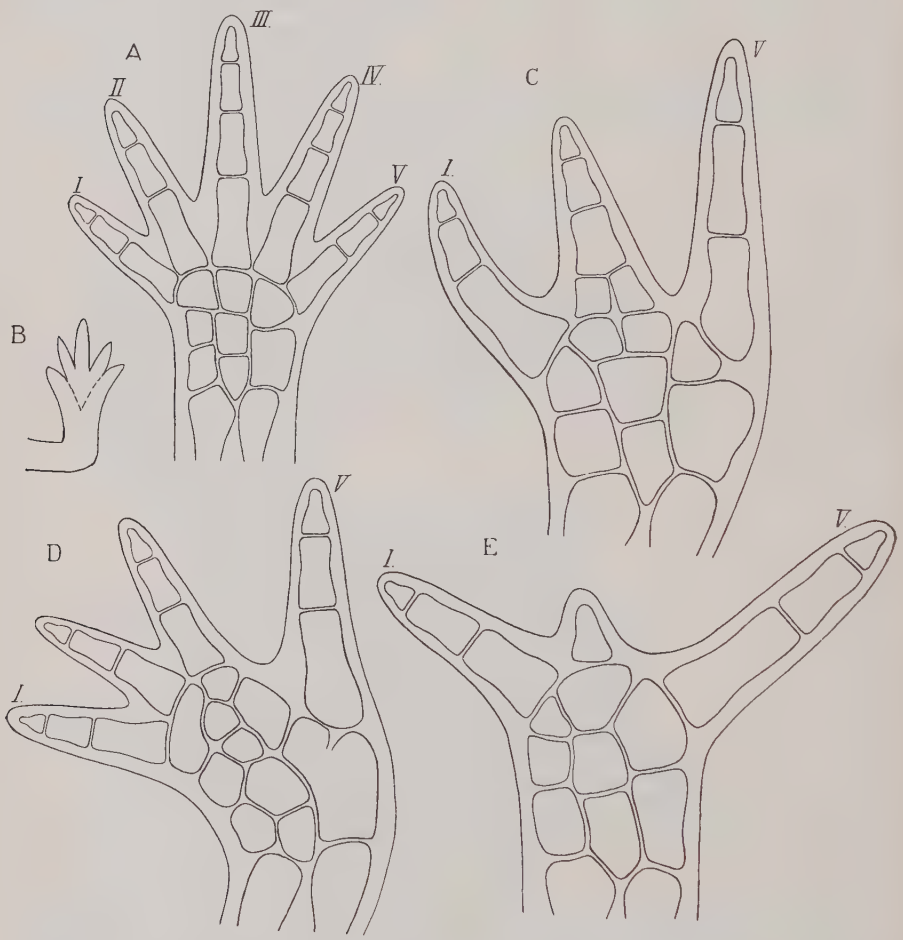


Fig. 232. *A* rechtes Hinterbein eines erwachsenen Triton, *C—F* der in unvollständiger Ausbildung (nach der in *B* angedeuteten Schnittführung) regenerierte rechte Hinterfuß, *I—V* die 1. bis 5. Zehe (nach C. Fritsch)

Ähnlich liegen die Verhältnisse in den regenerierten Gliedmaßen der Urodelen, indem sie zwar äußerlich gut ausgestaltet erscheinen, innerlich jedoch ungenau und unvollständig gebildet sind, was besonders im Skelettbau zum Ausdruck kommt. Aber auch schon äußerlich kommt es zu Fehlbildungen, was sich im Mangel

oder in der ungenauen Ausbildung einzelner Phalangen zeigt. So können in dem regenerierten Fuß der Salamander einzelne Zehen ausbleiben oder nur zum Teil entwickelt sein, welche Mißbildungen sich auf experimentellem Wege durch geeignete Schnittführung hervorrufen lassen (Fig. 232). Während hier die Skeletteile, soweit sie nicht direkt in Betracht kommen, noch keine besonders starke Umbildung zeigen, tritt eine solche in anderen Fällen ein, wenn die Regeneration aus nicht immer klar zu erkennenden Gründen einen unregelmäßigen Verlauf einschlägt. Dies trifft z. B. für die vorderen Extremitäten der Froschlarven zu, die zwar regenerationsfähig sind, aber zu einer unregelmäßigen Ausbildung neigen, wie schon aus ihrer stets gegenüber der Norm verkleinerten Form zu entnehmen ist. Finger und Phalangen können in der Zahl verringert und in ihrer Gestalt mehr oder weniger verändert sein, was auch für die Handwurzelknochen gilt (Fig. 233). Desgleichen können die Armknochen eine derartige mangelhafte Ausbildung erfahren.

Unvollständige Ausbildung des Extremitätenskeletts ist eine von den niederen bis zu den höchsten Wirbeltieren als angeborene Mißbildung bekannte Erscheinung, die durch Ausbleiben der Entwicklung einzelner Teile, etwa der Phalangen, Mittelhand (Fuß-) oder der Hand- (Fuß-)wurzelknochen bzw. durch ihre Verschmelzung in früher Embryonalzeit hervorgerufen sein kann.

Als Defektbildung erscheint auch der gelegentlich vorkommende Ansatz zur Gliedmaßenregeneration, wie er an den Hinterbeinen der Eidechsen beobachtet wurde (Kap. 16 Fig. 305) und eine sehr unvollkommene Ausbildung sowohl der äußeren wie inneren Teile zeigt.

Gewiß die weitgehendste, wenn auch der dauernden Lebensfähigkeit ermangelnde Defektbildung ist es, wenn Amphibienlarven (*Necturus*), denen der Kopf abgetrennt wurde, ohne diesen noch monatelang weiter leben und sich in ungefähr normaler Weise weiter entwickeln können, wobei das auf Kosten des vorhandenen embryonalen Nährmaterials erfolgende Wachstum kaum erheblich hinter demjenigen normaler Larven zurückbleibt (Fig. 234 *A* und *B*). Die Wunde hat sich in der gewöhnlichen Weise geschlossen uud es ist eine zum Schutz völlig genügende Vernarbung eingetreten.

Eine gegenüber der Norm unvollständige Ausbildung ist nicht selten an den Gliedmaßen der Arthropoden zu beobachten, indem einzelne Glieder, Teile der äußeren Bewehrung oder innere Organe fehlen (Fig. 353, S. 589). Für diese Erscheinungen ist (wenigstens teilweise) eine andere Auffassung geltend gemacht worden, indem man sie ebenso wie gewisse Verhältnisse der Amphibienextremitäten für atavistischer Natur hielt (Kap. 18). Selbst wenn dies zuträfe,

würde es sich dennoch bei vielen dieser Fehlbildungen nur um solche handeln, die aus Mangel an Bildungsmaterial, ungenügender Ernährung oder anderen Ursachen zustande kamen. Dies ergiebt sich aus der mangelhaften Ausbildung anderer Körperanhänge wie der Flügel, soweit diese einer Neubildung fähig sind, der Schwanz-

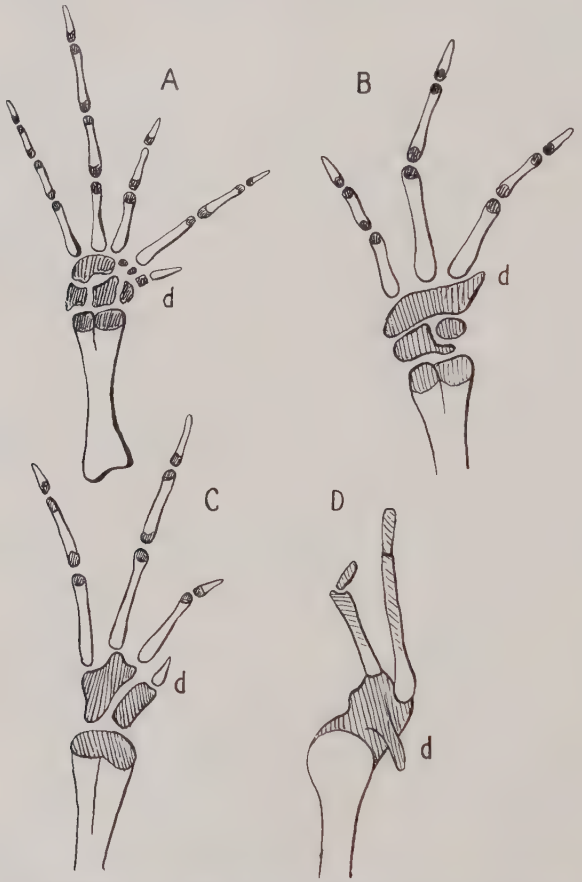


Fig. 233. Unvollständige Ausbildung des regenerierten Handskeletts beim Frosch; *A* das normale Skelett, *B—D* die ungenauen Regenerate, *d* Daumen (nach Byrnes)

fäden usw. Wenn es am Stamm des Arthropodenkörpers gelingt, eine Regeneration herbeizuführen (Kap. 5, S. 153), so pflegt sie recht unvollständig zu sein, sowohl was die Zahl wie die Ausgestaltung der ersetzten Segmente betrifft und zwar offenbar aus den schon mehrfach erwähnten Ursachen.

Ganz ähnliches gilt für den Körper der Ringelwürmer. Sowohl bei den Polychaeten wie bei den limikolen und terrikolen

Oligochaeten ist häufig zu beobachten, daß nach Entfernen einer großen Anzahl vorderer oder hinterer Körperringe nicht dieselbe, sondern eine geringere Segmentzahl neu gebildet wird. Besonders im Vorderende vieler Anneliden ist die Zahl der neu entstehenden

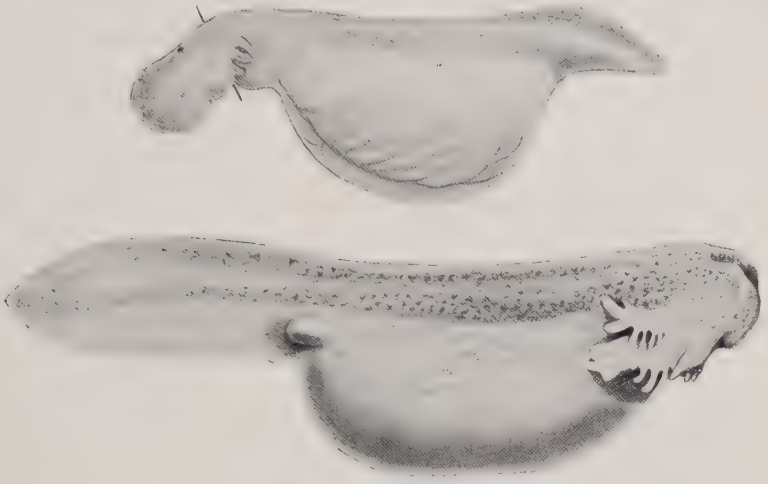


Fig. 234. Larve von *Necturus; A* die jüngere Larve mit der Enthauptungslinie, *B* ältere Larve, bei der die in *A* erst angedeuteten Gliedmaßen ebenso wie die Kiemen weiter ausgebildet sind; beides ist in späteren Stadien der enthaupteten Larven noch mehr der Fall; die Wunde ist vernarbt (nach Eycleshеimer)

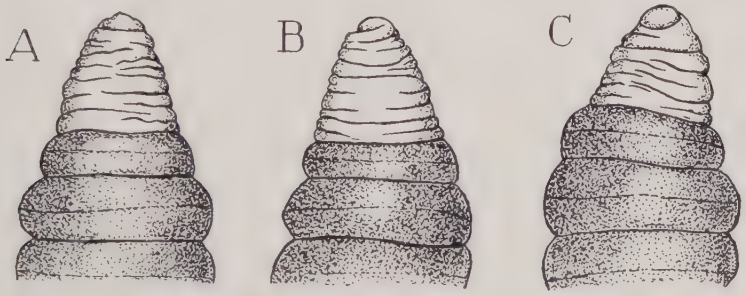


Fig. 235. Unregelmäßige Regeneration einer geringeren Zahl (4—5) Segmente nach Entfernen von sieben Vorderringen bei *Allolobophora caliginosa*, *A* Rücken-, *B* Seiten-, *C* Bauchansicht (nach K. Hescheler)

Segmente geringer als die der entfernten und nach Verlust eines zu großen Vorderabschnittes pflegt die Neubildung nur in recht unvollkommener Weise zu erfolgen (Morgan, Hescheler). Die vorn ergänzten Körperringe erweisen sich nicht selten als unregelmäßig und unvollständig ausgebildet, ineinander geschoben und sonstwie

verändert, so daß die Ausgestaltung der neugebildeten Teile sowohl in der Gestalt wie in der Anordnung der Segmente von dem normalen Verhalten stark abweicht. (Fig. 235 *A* bis *C*). Ähnliches gilt auch für die Neubildungen am Hinterende der segmentarmen Kopfstücke, die unter Umständen Regenerate bilden, jedoch nur solche aus wenigen Segmenten (Fig. 188 *A* und *B*, S. 332) und ohne die Fähigkeit des Auswachsens zu einem vollständigen Hinterende.

Derartige Fehlbildungen in Form verkleinerter, unvollständig ausgebildeter Regenerate sind auch bei anderen sonst gut regenerierenden Tieren, wie bei den Planarien und Hydroidpolypen öfters zu beobachten. Besonders sind kleine Teilstücke der genannten und anderer Tiere, z. B. der Anneliden offenbar aus Mangel an Material und ungünstigen Ernährungsbedingungen der regenerierenden Köperteile nicht mehr in der Lage, die verlorenen Partien in einigermaßen korrekter Weise wieder herzustellen, so daß nur mehr oder weniger unvollständige Regenerate zustande kommen. So bilden die kleinen Teilstücke der Süßwasserpolypen weniger Tentakeln aus als die großen wie die Hydroidpolypen überhaupt dazu neigen, bei der Regeneration eine geringere als die gewöhnliche Tentakelzahl herzustellen (Driesch, Peebles, Rand).

In einer recht eigenartigen und lehrreichen Weise führten die von Morgan und Hargitt an Medusen unternommenen Versuche zur Herstellung kleiner unvollständiger Individuen. Wird einer jungen kraspodoten Meduse (*Gonionemus vertens*) ein keilförmiges Stück aus dem Schirm herausgeschnitten (Fig. 236 *A*), so nähern sich die Wundflächen und verschmelzen miteinander, ohne daß beträchtliche Neubildungen erfolgen. Allerdings kann gerade in dem Fall, in welchem der Mundstiel mit entfernt wurde (Fig. 236 *A*), ein neues Manubrium gebildet werden. Zumeist scheint jedoch nur ein Verschluß der Wunden und die Abrundung zu einem recht unvollständigen Ganzen ohne nennenswerte Neubildungen zu erfolgen.

Beim Durchschneiden der Meduse in zwei ungefähr gleich große Hälften (Fig. 236 *B*) geschieht die Wiederherstellung in der Weise, daß die halbe Meduse nach erfolgter Abrundung zwar das angeschnittene Manubrium und die verletzten Tentakel ergänzt, im übrigen jedoch sich anstatt der vier mit nur zwei Radiärkanälen behilft und auch keine neuen Tentakel bildet (Fig. 236 *C*—*E*). Auch Teilstücke von einviertel oder noch geringerem Umfang mit nur einem, sogar nur teilweise erhaltenen Radiärkanal erweisen sich als lebensfähig. Morgan konnte die kleinen unvollständigen Medusen

wochenlang am Leben erhalten. Soweit sie mit Mund und Magen versehen waren, versuchten sie sich zu ernähren, wenn sie auch anscheinend keine wesentliche Ergänzung der verlorenen Teile erfuhren. Die Wiederherstellung wird hier unter Benutzung der vorhandenen Teile auf die denkbar einfachste Weise versucht; das Ergebnis ist allerdings wenig befriedigend, denn die erlangte Organisation bleibt hinter der normalen weit zurück und ist recht unvollständig.

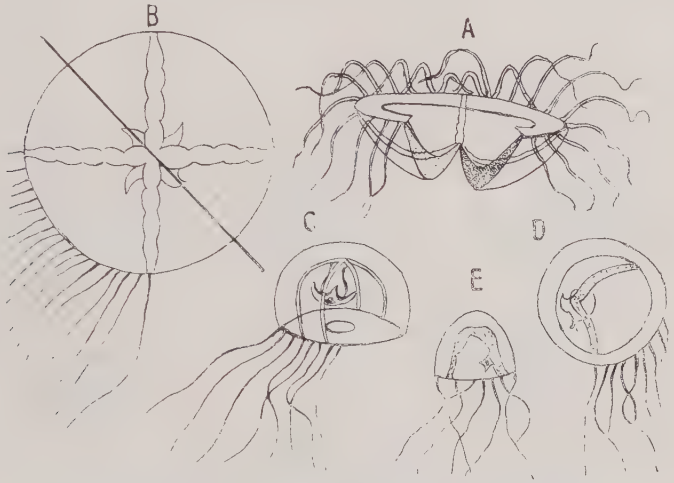


Fig. 236. Wiederherstellung kleiner Medusen aus Teilstücken von *Gonionemus vertens*. *A* ein keilförmiges Stück aus der Glocke herausgeschnitten, *B* die Meduse halb durchgeschnitten, *C* die Hälfte nach Abrundung und Ergänzung, *D* ein Viertel und *E* weniger als ein Viertel der Meduse; die Tentakel nur teilweise angegeben (nach Morgan und Hargitt)

Eine Erklärung für die zuletzt besprochene mangelhafte Regeneration kann darin gefunden werden, daß die Medusen im allgemeinen ein geringeres Regenerationsvermögen als die Polypen besitzen. Außerdem werden bei der Schnittführung in der Hauptsache Körperpartien von geringer Bildungsfähigkeit, wie der Schirm und seine epitheliale Bekleidung getroffen. Vermutlich ist auch die Materialzufuhr und Ernährungsmöglichkeit in diesen Partien ziemlich beschränkt. Immerhin können gewisse Teile wie das Manubrium und einzelne Tentakel neu gebildet werden. Offenbar befinden sich jedoch die Medusen gegenüber den Polypen im Nachteil, insofern bei diesen durch die Verletzung bildungsfähige Gewebe getroffen werden, die an und für sich oder als indifferente Elemente zur Neubildung von Material befähigt sind.

Zu eigenartigen Defekt- und Mißbildungen kann die unregelmäßig erfolgende Wiederherstellung des Kopfes bei Planarien führen, indem, abgesehen von der Mißgestalt des Vorderendes (Fig. 237), die beiden Augen Neigung zum Zusammenrücken und Verschmelzen

zeigen, so daß einäugige Tiere zustande kommen, wenn die Augen nicht gänzlich schwinden (Fig. 237 *A—C*, Child, Sivickis 1923).

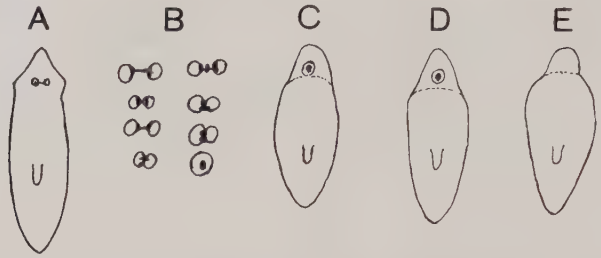


Fig. 237. *Planaria lata* mit unregelmäßiger Reparation des Vorderendes, *A—D* Zusammenrücken und Verschmelzen (Syn- und Monophthalmie), sowie völliges Schwinden der Augen (*E*, Anophthalmie) (nach Sivickis 1923)

Eine sehr bekannte, an das letztere Verhalten erinnernde, wenn auch nicht eigentlich in das Gebiet der Regeneration gehörige Defektbildung ist die bei den Wirbeltieren von den Fischen bis hinauf

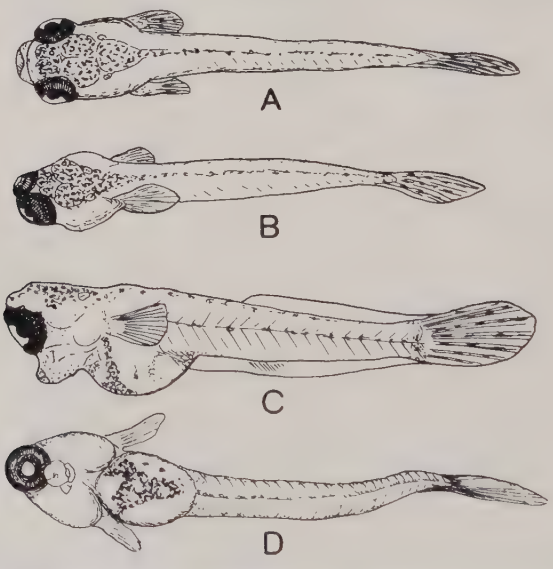


Fig. 238. *A—D* Junge Fische (*Fundulus*) zur Erläuterung der normalen Augenstellung (*A*) bis zur Synophthalmie und Cyclopie (*B -D*) (nach Ch. R. Stockard)

zum Menschen in Verbindung mit sonstigen Mißbildungen des Körpers auftretende Cyclopie. Anstatt der beiden ist nur ein mehr oder weniger vollständig ausgebildetes Auge vorhanden. Zu der Cyclopie leiten diejenigen Fälle von Mißbildungen hinüber, bei

denen die beiden Augen zwar entwickelt aber einander genähert sind, welches Verhalten zu einem völligen Zusammentreten der beiden Augen führen kann; die Synophthalmie wird dadurch zur Monophthalmie (Cyclopie, Fig. 238). Das unpaare Auge kann überdies stark verkleinert sein (Mikrophthalmie, Fig. 239 *F*) und in besonders extremen Fällen fehlt das Auge schließlich ganz (Anophthalmie).

Durch alle diese Verschiebungen, Rück- und Umbildungen ergeben sich sehr verschiedenartige und absonderliche Bilder (Fig. 238 und 239), was auch der Fall ist, wenn die Augen stark nach vorn verschoben und einander dabei noch genähert sind, welcher Vor-

Fig. 239. *Fundulus heteroclitus;* *A* Embryo mit normaler Augenstellung, *B—F* Übergang zur Synophthalmie, Cyclopie und Mikrophthalmie (nach E. J. Werber)

gang anscheinend auf Fehlbildungen im Gehirn und mangelnder Ausbildung der darüber liegenden embryonalen Kopfpartien beruht (Prosophthalmie und Encephaloschisis nach Fischel 1921, Politzer und Steiner 1926).

Mit den Um- und Rückbildungen der Augen gehen ähnliche Vorgänge an benachbarten Teilen des Kopfes, zumal an den Sinnesorganen, Hand in Hand. Die Riechgruben verschmelzen, auch der Hörapparat kann zu einem einseitigen Gebilde werden; das Vorderhirn ist verkümmert und unpaar. Im Zusammenhang damit sind noch andere Umbildungen näher oder entfernter gelegener Kopfpartien zu beobachten, wie Erhebungen und rüsselartige Ausbildung der Nasenregion sowie des Mundes und mancherlei andere Umgestaltungen ungewöhnlicher Art.

Ohne auf die Deutungsversuche der sehr verschiedenartigen teratologischen Zustände im einzelnen eingehen zu wollen, sei nur die nächstliegende Erklärung der Augenvereinigung durch Annahme des Fehlens oder mangelhafter Ausbildung der zwischenliegenden Partien der betr. Kopfregion erwähnt. Je nach der größeren oder geringeren Stärke des Defektes, rücken die normalerweise weiter auseinander liegenden Organanlagen näher zusammen und verschmelzen teilweise oder vollständig. So können Teile des Auges wie die Linse des unpaar gewordenen Auges nur in der Einzahl vorhanden, andere wie die Retina aber noch doppelt sein.

Alle diese und andere als angeboren beobachteten Mißbildungen ließen sich auf experimentellem Wege durch Einwirken lähmender Mittel oder Gifte (Alkohol, Äther, Chloräthyl, Aceton, Buttersäure Magnesiumchlorid usw.) auf die in Entwicklung begriffenen Knochenfischeier hervorrufen (Stockard 1911, Werber 1916 und 1917, Fischel 1921). Die bereits erwähnten Defektbildungen des Menschen, der Säugetiere und übrigen Wirbeltiere, wie Synophthalmie, Cyclopie usw. konnten auf diese Weise erzielt werden. Die von den beiden genannten Autoren gegebenen eingehenden Beschreibungen und Abbildungen (Fig. 238 und 239) erläutern den Verlauf der sich dabei abspielenden Vorgänge in entsprechender Weise, wie es vorher im allgemeinen dargestellt wurde. Das Zusammenrücken der Augen, ihre Vereinigung und die Verschmelzung zu dem unpaaren Auge ist bereits äußerlich sichtbar (Fig. 238 und 239) und wird überdies für die inneren Vorgänge an Schnitten erläutert.

Zur Erklärung der unvollständigen und mangelhaften Regeneration im allgemeinen wurde der schon früher (S. 327) erwähnte, besonders von Driesch vertretene etappenweise Verlauf der Regeneration herangezogen. Fallen einzelne der Absätze (Etappen) aus, in denen sich der Regenerationsprozeß vollzieht, so ergeben sich dadurch Lücken und Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der Regenerate. In noch höherem Maße trifft dies dann zu, wenn die Regeneration bereits auf einer sehr frühen Stufe stehen bleibt, sei es aus Mangel an genügendem Anlagematerial oder infolge „einer allgemeinen dynamischen Schwäche“ (Driesch). — Tornier, der sich ebenfalls viel mit diesen Fragen beschäftigte, betrachtete das Zustandekommen der unvollständigen Regenerate unter einem anderen Gesichtspunkt. Nach seiner Auffassung sind die zum Aufbau des Regenerats beitragenden Gewebe mehr oder weniger unabhängig von einander.

Arbeiten sie bei dem gemeinsamen Aufbau des Regenerats in Harmonie, so entsteht ein Vollregenerat, geraten sie jedoch in Widerstreit und ist der Kampf von Heftigkeit, so verhindert er die normale Ausgestaltung, so daß nur Stümper- und Notregenerate zustande kommen.

Wie man sieht, bewegt sich diese Auffassung ganz in den Gedankengängen von Roux. Ihre Richtigkeit suchte Tornier auf experimentellem Wege zu erweisen, z. B. durch „Begünstigung der Hautregeneration" beim Ersatz des Tritonenschwanzes, indem er die Haut durch Vernähen frühzeitig zum Verschluß brachte und sie dadurch gegenüber dem andern noch nicht in Regeneration befindlichen Gewebe „begünstigte". Sind die Hautlappen über der Wunde schon verheilt, ehe die anderen Gewebe ihre Haupttätigkeit aufnehmen konnten, so entstehen Dauerkurzschwänze, bei mäßig schnellem Verheilen hingegen Stümperschwänze; nur wenig vorschnelle Verheilung der Hautlappen ergibt nach verspätet einsetzender Entwicklung zwar Vollregenerate, jedoch mit vermindertem Längenwuchs. Ferner erzielte Tornier am wachsenden Schwanz der Amphibien- (Kröten-)larven durch Ausschalten einzelner und Begünstigen anderer Teile vorübergehende oder dauernde Umgestaltungen, die er ebenfalls mit großer Entschiedenheit als durch den Kampf der Gewebe hervorgerufen erklärt. Freilich ist dabei nicht außer acht zu lassen, daß auch andere Ursachen, etwa die durch die Art der Operation geänderten Druckverhältnisse und sonstige durch sie gesetzte Faktoren mit in Frage kommen können, welche den Verlauf der Regeneration und besonders die Mangelhaftigkeit der Ausbildung in etwas anderem Licht erscheinen lassen.

Bei den zuletzt besprochenen Versuchen an Amphibienschwänzen ergab sich, daß keiner der regenerierten Schwänze den normalen an Länge gleichkam, wie sie auch andere Unregelmäßigkeiten zeigten. Das ist eine von den Ergebnissen der Regenerationsversuche an allen möglichen Tieren und Körperteilen bekannte Erscheinung. Eine wirklich vollständige Übereinstimmung der durch Regeneration neugebildeten mit den normal entwickelten Teilen wird selten oder kaum erzielt. Von der annähernden Übereinstimmung der regenerierten mit den verlorenen Teilen bis zu der gänzlich unvollständigen und verkümmerten Ausbildung gibt es alle Übergänge und zwar auch bei solchen Organismen (Tieren und Pflanzen), die im übrigen ein gut entwickeltes Regenerationsvermögen aufweisen. Bei den weniger damit ausgestatteten Organismen tritt der Mangel noch deutlicher hervor. Verlorene Teile in durchaus normaler Weise wiederherzustellen bereitet dem Organismus große Schwierigkeiten oder ist ihm überhaupt versagt.

2. Superregeneration

A) Doppel- und Mehrfachbildungen

Der unvollständigen Regeneration steht diejenige gegenüber, bei der nicht „zu wenig", sondern „zu viel" gebildet wird. Dieses

Verhalten ist unter Umständen schon bei lebhaft verlaufenden Regenerationsprozessen zu beobachten. So werden zuweilen hinten am Körper der Oligochaeten längere segmentreichere Regenerate gebildet als die verlorenen Hinterenden es waren. Um noch ein ganz anderes derartiges Vorkommnis zu nennen, so können auch die regenerierten Fischflossen größer als die normalen ausfallen, wie von A. Buschkiel gezeigt wurde. Offenbar stand in solchen Fällen mehr Material zur Verfügung, als zum Ersatz der verlorenen Teile nötig war und es fand infolgedessen eine Überproduktion statt, die vermutlich durch eine besonders gute Ernährung der betreffenden Körperpartien unterstützt wurde. In diesen wie in anderen derartigen Fällen weichen die durch Regeneration gebildeten Teile nicht wesentlich von dem normalen Zustand ab, während dies in hohem Maße für die mit Barfurth gewöhnlich unter dem Begriff der Superregeneration zusammengefaßten Doppel- und Mehrfachbildungen gilt.

Doppel- und Mehrfachbildungen einzelner Körperteile sind recht häufig und von den niedersten bis zu den höchsten Tieren bekannt geworden. Zum größten Teil sind sie embryonalen Ursprungs und ihre Anlage kann sehr weit, nicht selten bis in die frühesten Stadien der Embryonalentwicklung zurückgehen. Diese Doppelbildungen können hier nicht oder doch nur vergleichsweise ganz nebenbei berücksichtigt werden, denn sowohl ihre Zahl wie die Verschiedenartigkeit ihrer Bildung ist außerordentlich groß. Aber auch regenerative Doppel- und Mehrfachbildungen sind im Lauf der Zeit ungemein viele bekannt geworden, welche ebenfalls die größte Mannigfaltigkeit zeigen, so daß hier nur eine geringe Auswahl charakteristischer Formen getroffen werden kann und im übrigen auf die zusammenfassenden Darstellungen dieses begreiflicherweise allgemein interessierenden Gebiets verwiesen werden muß.

Außer den Behandlungen der Regeneration von Barfurth, Driesch, Morgan, Przibram, welche sich auch mit den Mehrfachbildungen befassen, seien die speziell darauf bezüglichen oder doch darauf eingehenden Bearbeitungen von Barfurth, O. Hertwig, Marchand, Fischel, Bateson, Hübner, Werber, Broman, Schlegel und besonders die eingehende Zusammenfassung des Gesamtgebiets durch E. Schwalbe und H. Przibram (1920 und 1922) genannt. Es liegt in der Natur der Sache, daß in erster Linie die beim Menschen auftretenden und in Verbindung damit die bei den Wirbeltieren vorkommenden Mißbildungen das Interesse der Forscher wie auch bis zu einem gewissen Grade der Laienwelt erregten, so daß sie bei weitem vorwiegend beachtet und beschrieben wurden, während diejenigen der wirbellosen Tiere mehr zurücktraten. Immerhin sind auch diese, als man erst mehr darauf zu achten begann, in so großer Zahl aufgefunden worden, daß es ausgeschlossen ist,

ihnen auch nur annähernd gerecht zu werden. Sie einigermaßen erschöpfend zu behandeln, bedürfte einer eigenen Darstellung; einige ältere und neuere Literatur, woraus weiteres zu entnehmen ist, wird hier angegeben.

Doppelbildungen solcher Körperteile, die sonst im einfachen Zustand vorhanden sind, lassen sich nicht selten bei freilebenden Tieren beobachten, z. B. gespaltene Tentakel bei Polypen und Medusen, ebensolche Cirrhen bei Anneliden und Fühler der Schnecken, doppelte Scheren bei Krebsen, ganze Doppelgliedmaßen bei den Insekten und anderen Gliedertieren, wie bei den Wirbeltieren. Die Doppelschwänze der Eidechsen sind eine bekannte Erscheinung und ebenso die gespaltenen Arme der Haarsterne, See- und Schlangensterne. An den genannten und anderen ähnlich frei am Körper gelegenen Teilen können Mehrfachbildungen auftreten. Dies kann aber auch am Körperstamm geschehen, wie die Verdoppelungen, Verdreifachungen usw. am Vorder- und Hinterende zeigen, so die schon erwähnten mehrfachen Schwänze, die aber auch einen beträchtlichen Teil des ganzen Hinterleibes mit Einschluß des Beckens (der Wirbeltiere) betreffen können. Mehrfachbildungen des Vorderkörpers, besonders des Kopfes sind bis hinauf zu den Säugetieren und dem Menschen bekannt.

a) Doppel- und Mehrfachbildungen an Körperanhängen

α) An den Körperanhängen verschiedener niederer und höherer Tiere

Aus der großen Mannigfaltigkeit der in den verschiedenen Abteilungen des Tierreichs vorkommenden Doppel- und Mehrfachbildungen seien hier einige zur besseren Erläuterung bildlich dargestellt, z. B. die zwei- und dreifach gegabelten Medusententakel (Fig. 240). Wenn die Entstehung der im Freien aufgefundenen Verbildungen nicht festzustellen war, ist es immer fraglich, ob es sich um die Herkunft von abweichenden embryonalen Anlagen oder um regenerative Bildungen nach Verletzungen handelt. Die größere Wahrscheinlichkeit spricht in vielen Fällen für letzteres, auch wenn durch Verletzungen entstandene Veränderungen nicht mehr nachweisbar sind. In dem einen der beiden vorliegenden Fälle ist nicht nur eine Wundheilung, sondern über der Wunde ein Regenerationskegel aufgetreten, der zur Ausbildung eines zweiten Tentakels führte (Fig. 240 *A*). Im anderen Fall war die Wunde so beschaffen, daß an den dafür geeigneten Regenerationsflächen mindestens zwei, vielleicht sogar drei Regenerationskegel und daraus die Tentakel der Dreifachbildung entstanden. Das wäre dann eine der Bruchdreifach-

bildungen, wie sie Przibram (1921) in so ausgiebiger Weise für die verschiedensten Tierformen zur Darstellung brachte.

Ähnliche, wahrscheinlich auf entsprechende Weise zustande gekommene Mehrfachbildungen trifft man, wie schon erwähnt, an den Tentakeln anderer Coelenteraten, sowie an den Fühlern (Cirrhen, Antennen) der Anneliden, Arthropoden und Gastropoden. Gespaltene Schneckenfühler wurden als natürliche Bildungen wie als Folge experimenteller Eingriffe wiederholt beobachtet (Megusar, Techow, Hanko, Secerov), desgleichen gespaltene und überzählige Arme bei

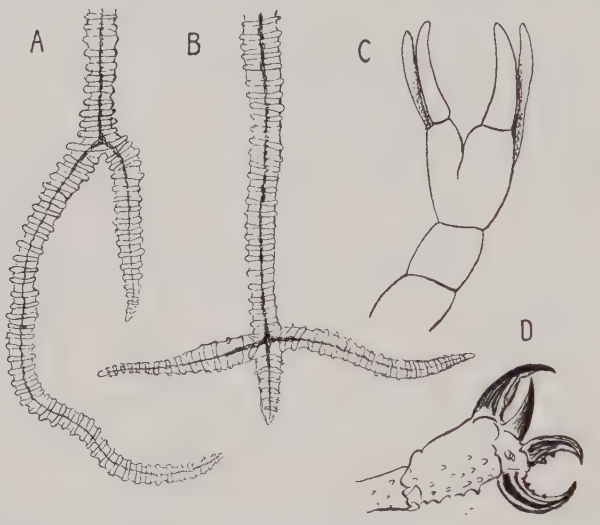


Fig. 240. *A* und *B* einfach und doppelt gespaltene Tentakel einer Meduse (*Gonionemus*) nach C. T. Hargitt, *C* Doppelschere von *Gelasimus pugilator* nach Zeleny, *D* Dreifachbildung der Schere nach Bruch bei einer Krabbe (*Eriphia spinifrons*) (nach Przibram)

Cephalopoden (Parona, Hanko). An den Gliedmaßen der Arthropoden und Vertebraten sind diese Erscheinungen sehr häufig und werden im folgenden eingehend besprochen. Von den Doppel- und Mehrfachbildungen am Schwanz der Wirbeltiere wird bei der Behandlung des Körperstammes die Rede sein.

β) Doppel- und Mehrfachbildungen an den Extremitäten der Gliedertiere

Eine ungemein große Mannigfaltigkeit zeigen die von Przibram beschriebenen und nach den Beobachtungen anderer Autoren zusammengestellten Krebsscheren (Fig. 240 und 241). Sie nach ihren Bestandteilen zu analysieren und ihre Entstehungsweise nach Mög-

lichkeit festzustellen, wird von den einzelnen Autoren (Bateson, Przibram u. a.) versucht, ohne daß darüber einige Sicherheit zu gewinnen wäre. Im ganzen wird man Przibram darin beistimmen müssen, daß es sich zumeist um Neubildung nach Verletzungen, also um Doppelbildungen und Bruchdreifachbildungen in seinem Sinn handelt, insoweit nicht eben doch embryonale Verbildungen in Betracht kommen. Verletzungsmöglichkeiten sind bei diesen stark ausge-

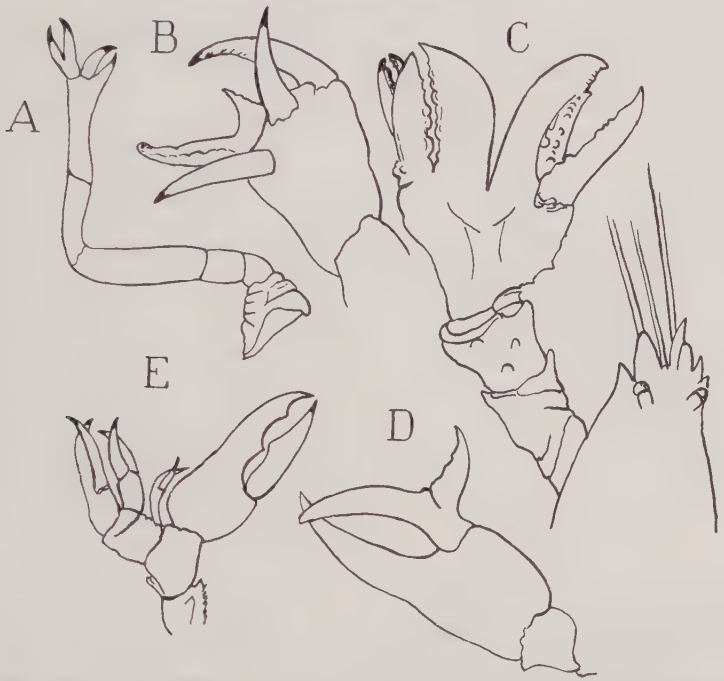


Fig. 241. Zwei- und Mehrfachbildungen von Krebsscheren; *A Cambarus Bartoni*, drittes linkes Schreitbein, *B Platycarcinus pagurus*, rechte Schere, *C Homarus americanus*, linke Schere, *D* und *E Astacus fluviatilis*, *D* rechte Schere, *E* linke Schere (aus Przibram 1921)

setzten Körperteilen während des gewöhnlichen Lebens und bei der Häutung gegeben. Im letzteren Fall können die Neubildungen schon im Verlauf dieser Häutung eingeleitet und bei den nächsten Häutungen fortgesetzt bzw. vollendet werden.

Kaum minder groß ist die Mannigfaltigkeit der Mehrfachbildungen an den Beinen der Insekten aus den verschiedenen Ordnungen, wobei die am häufigsten gesammelten und leicht zu beobachtenden Insekten, wie die Käfer im Vordergrund stehen. Diese zum Teil recht merkwürdigen Gebilde mußten bereits den älteren Beobachtern

auffallen und sind auch schon von ihnen beschrieben worden; später fanden sie eine eingehende Würdigung durch vergleichende Betrachtungen über ihr Zustandekommen (Bateson, Tornier, Przibram). Ähnlich wie wir es auch von den Wirbeltieren hören werden, betrifft die Verdoppelung ganz verschiedene Teile der Extremität, z. B. kann sich von dem gespaltenen Schenkel distalwärts je eine mehr oder weniger vollständige Extremität erstrecken, wie sich auch an die Schiene in der Nähe des „Kniegelenks" eine zweite, unter Umständen noch ihrerseits verdoppelte Schiene mit entsprechendem Fuß ansetzen kann (Fig. 242). Indem neben den beiden gewöhn-

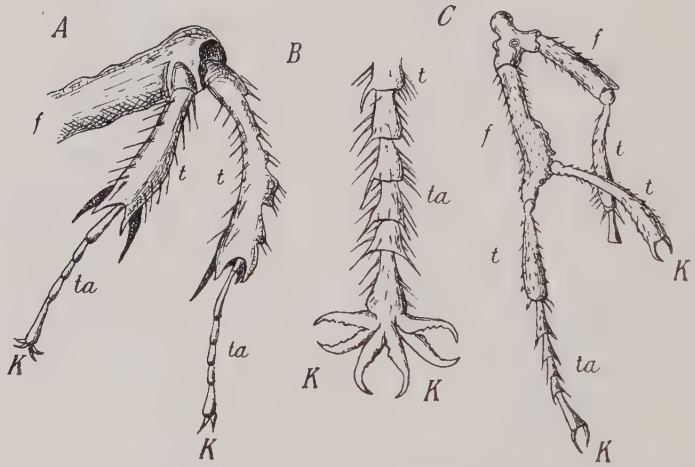


Fig. 242. Zwei- und Dreifachbildungen an Käferbeinen; *A* eines Rosenkäfers (*Cetonia floricola*) mit verdoppelter Schiene, *B* eines Laufkäfers (*Carabus obersus*) mit dreifachen Krallen, *C* eines anderen Laufkäfers (*Carabus nemoralis*) mit Nebenschenkel und Nebenschiene am Oberschenkel, *f* Femur (Oberschenkel), *t* Tibia (Schiene), *ta* Tarsus (Fuß), *k* Krallen (nach Tornier)

lichen noch zwei Paar Krallen hervorwachsen, kommt eine recht eigenartige Drillingsbildung zustande (Fig. 242 *B*). Eine Verdreifachung entsteht auch noch auf andere Weise, nämlich dadurch, daß am Schenkelring ein überzähliger Schenkel mit Schiene und rudimentärem Fuß, am distalen Schenkelabschnitt jedoch eine dritte Schiene auftritt (Fig. 242 *C*). Eine Dreifachbildung am distalen Ende des dritten Beines einer Milbe, *Limnesia undulata*, beschreibt S. Thor (1926) in der Weise, daß das 6. Glied des betr. linken Beines sich dreifach gabelt und an den drei dadurch entstandenen Enden Krallen trägt. An der Gabelungsstelle liegt ein chitinisierter Fremdkörper

im Innern, der möglicherweise (als früherer Parasit?) im Zusammenhang mit einer Verletzung die Mißbildung hervorrief.

Die Aufzählung derartiger, in der freien Natur aufgefundener Doppel- und Mehrfachbildungen ließe sich noch bedeutend erweitern, doch sei auch in dieser Beziehung auf Przibrams eingehende Darstellung verwiesen. Über das Zustandekommen ist natürlich auch hier sicheres nicht zu sagen. Soweit sie nicht auf embryonale Bildungen zurückgehen, werden sie infolge von Verletzungen entstanden sein, die den Tieren durch Angriffe von Feinden oder auf andere Weise zugefügt wurden. Aus irgendwelchen Ursachen heilten die Wunden nicht in einfacher Weise, sondern sie wurden auseinander gebogen und gaben dadurch zur Bildung mehrfacher Regenerationskegel und der aus ihnen hervorgehenden Teile Veranlassung, also zu Doppel- und Bruchdreifachbildungen im Sinn von Przibram.

Bei den Mehrfachbildungen, wie sie uns zumal an den Gliedmaßen der Arthropoden in so großer Mannigfaltigkeit entgegentreten (Przibram 1921), lag es nahe, die Frage nach einer gewissen Gesetzmäßigkeit im Auftreten dieser überzähligen Gebilde aufzuwerfen. Dies geschah von seiten Bateson's, der für die Dreifachbildungen feststellte, daß sie in einer Ebene liegen und in einem bestimmten Symmetrieverhältnis zu einander stehen, letzteres insofern, als die beiden nebeneinander liegenden Äste spiegelbildlich gleich, die beiden entfernteren (durch den mittleren Ast getrennten) jedoch symmetrisch sind.

Insofern es sich bei diesen Mehrfachbildungen zumeist um solche handelt, die nach Verletzungen durch Regeneration entstanden, stellte sich Tornier auf Grund der von ihm, besonders an Amphibien, experimentell erzielten Mehrfachbildungen deren Zustandekommen so vor, daß ein entstehendes Regenerat von seiner Umgebung beeinflußt wird, in ein bestimmtes Symmetrieverhältnis mit ihr zu treten. Wenn zwei aus einer Wunde hervorgehende Regenerationskegel eng aneinander liegen, so bildet sich zwischen ihnen das Symmetrieverhältnis heraus, während dieses bei unabhängig voneinander entstehenden Regenerationskegeln zu den benachbarten Stammteilen hergestellt wird. Ein einzelner Regenerationskegel bildet also zu diesen sein Symmetrieverhältnis aus.

Przibram, der sich auf Grund seiner an Arthropoden und anderen Tieren gewonnenen Erfahrung ebenfalls eingehend mit dem Problem beschäftigt (1920 und 21), weist außer den von Tornier geltend gemachten Gründen zur Erklärung der Lage und Symmetrie-

verhältnisse noch auf Beziehung zur Wundfläche (Barfurths Regel) und auf die Fähigkeit bzw. Unfähigkeit zum Hervorbringen bestimmter Teile hin. Je nachdem die Möglichkeit zur Erzeugung gewisser, etwa distaler, dorsaler, ventraler Teile usw. vorhanden oder nicht vorhanden ist, wird sich eine bestimmte Ausbildung und Stellung des Regenerats, sowie die Beziehung zu den vorhandenen oder sich gleichzeitig ausbildenden Teilen, also ein Symmetrieverhältnis zu diesen ergeben. Im einzelnen bedarf dies natürlich einer eingehenderen Feststellung.

Näheres über die Stellung und Symmetrieverhältnisse der Mehrfachbildungen, sowie über die von Bateson und anderen Forschern darüber geäußerten Anschauungen findet man außer bei ersterem selbst in den zusammenfassenden Darstellungen von Przibram (1909, 1920 u. 1921), worin auch die darauf bezüglichen Fragen allgemeineren Inhalts eingehend behandelt werden.

γ) Doppel- und Mehrfachbildungen an den Gliedmaßen der Wirbeltiere

Eine Bestätigung der Auffassung von der Entstehungsweise überzähliger Teile auf experimentellem Wege ist bei den Arthropoden schwer, bei den niederen Wirbeltieren dagegen verhältnismäßig leicht zu gewinnen. Sie können sowohl an der ganzen wie an Teilen der Urodelenextremität durch deren Spalten und Wegnahme

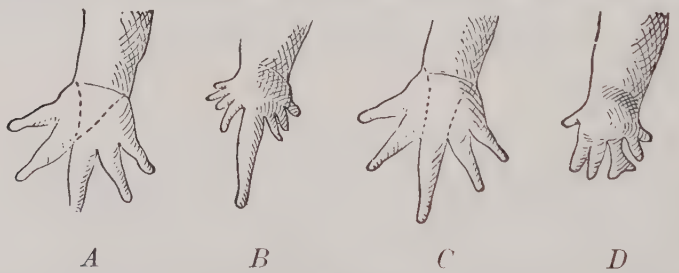


Fig. 243. Hinterfuß eines Molches (*A* und *C*), an dem durch punktierte Linien die Schnitte angegeben sind, die zu der Polydactylie (*B* und *D*) führten (nach Tornier)

von Partien hervorgerufen werden. Wenn dies an der Peripherie, d. h. an Hand oder Fuß geschieht, so läßt sich dadurch Polydactylie erzeugen (Fig. 243 und 244). Es können dabei ein- oder mehrere Finger erhalten oder alle entfernt werden, wie aus der angegebenen Schnittführung ersichtlich ist. Die Zahl der auf diese Weise mehr gewonnenen Finger oder Zehen, sowie ihre Größe und Gestalt richtet sich nach der Art der Wunde und dem für die Neubildung zur Verfügung stehendem Material. Je nachdem werden

nur die distalen Partien (Phalangen) oder auch die zentralen Teile (Handwurzelknochen) betroffen; die Phalangen erscheinen entweder nur gespalten oder verdoppelt (Fig. 243 und 244). Es sind in dieser

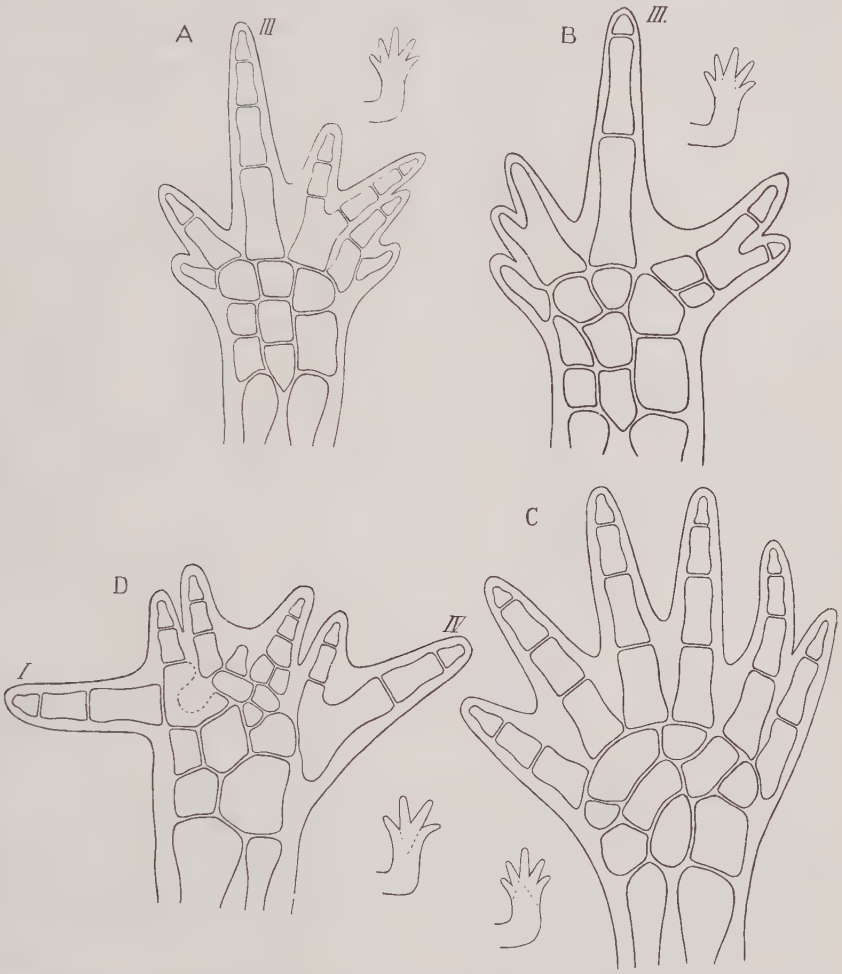


Fig. 244. *A—C* Rechter Hinterfuß erwachsener Molche mit der durch die nebenbei angegebenen Schnittrichtung erzielten Polydactylie, *D* rechter Vorderfuß eines erwachsenen Molches mit Polydactylie infolge der daneben angegebenen Schnittführung (nach C. Fritsch)

Beziehung sowohl an den distalen wie an den proximalen Teilen der Extremität die verschiedensten Variationen möglich. Die Versuche lassen sich nicht nur an Larven, sondern auch an erwachsenen Tieren mit Erfolg ausführen; sie sind, wie besonders diejenigen

über die Verdoppelung umfangreicher Teile der Gliedmaßen in vorbildlicher Weise von Barfurth unternommen, von Tornier zu großer Vollkommenheit erhoben und von anderen (Piana, C. Fritsch, Lissitzky, Harrison, Della Valle, Gräper, Puppe, Swett, Milojevic und Vlatokovic) fortgesetzt worden.

Die Operation kann an der schon mehr oder weniger ausgebildeten Extremität oder ihrer Anlage ausgeführt werden. Im

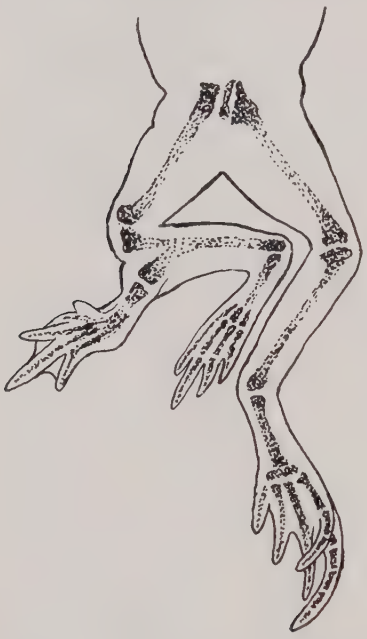


Fig. 245. Hinterteil einer jungen *Rana temporaria*, an deren Larve mit bereits differenziertem Ober- und Unterschenkel, letzterer an- und der Fuß abgeschnitten wurde. Doppelbildung mit linkem normalen und anormalen Hinterfuß (nach A. Puppe 1925)

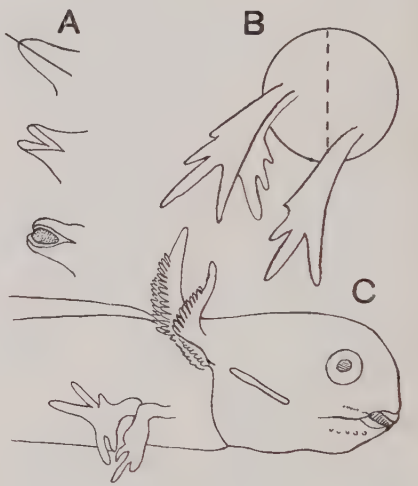


Fig. 246. *A* Spalten der vorderen Gliedmaßenknospe von *Amblystoma punctatum* und Einfügen eines Keiles indifferenten Gewebes, *B* Doppelbildung nach Spalten in dorsoventraler Richtung, wie der geteilte Kreis angibt; die schwache Kontur zeigt die weitere Umbildung an, *C* die Doppelbildung 23 Tage nach der Operation (nach F. H. Swett 1926)

ersteren Fall wurde z. B. der linke Unterschenkel angeschnitten und der Fuß amputiert. Als Folge ergab sich die Bildung eines eigentlichen, dem normalen linken Fuß ganz entsprechenden und eines zweiten weniger regelmäßigen, auf normaler Regenerationsfläche entstandenen Fußes (Fig. 245).

Gelingt es, mit einem Schnitt die beiden hinteren Gliedmaßenanlagen einer noch ziemlich jungen Frosch- oder Krötenlarve zu spalten, so kann es zur Bildung nicht nur doppelter oder mehr-

facher Gliedmaßen, sondern auch zu derjenigen eines teilweise verdoppelten Beckengürtels kommen. Auf entsprechende Weise lassen sich die Anlagen der Vordergliedmaßen behandeln. Werden die Extremitätenknospen dorsoventral oder in der Richtung von vorn nach hinten gespalten, wobei die Wiedervereinigung durch das Einfügen eines Keiles indifferenten Gewebes gehindert wird, so kommen

Fig. 247

Fig. 248

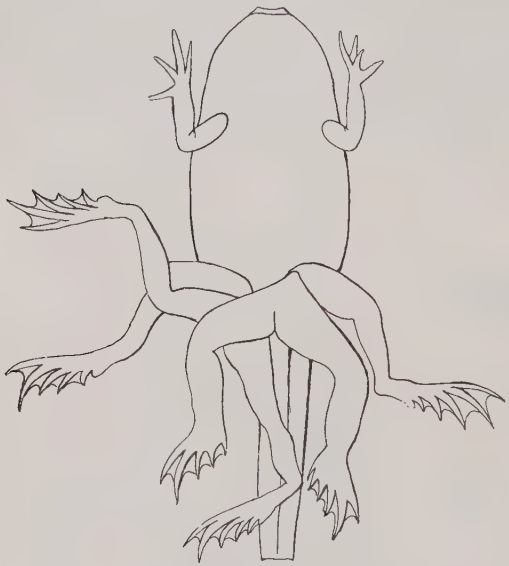
Fig. 247. *Triton taeniatus* mit überschüssig regeneriertem fünffingrigen Vorderfuß (nach Barfurth)

Fig. 248. *Rana esculenta* mit drei rechten Vordergliedmaßen, von denen zwei durch Regeneration entstanden (*vgl'* und *vgr'*), *vgr* und *vgl* die rechte und linke Vordergliedmaße, *str'* Sternum (nach Tornier)

mehr oder weniger vollständige Doppelbildungen zustande (Fig. 246 *A* bis *C*), die je nach Lage und Tiefe des Schnittes eine verschiedenartige Ausgestaltung zeigen (Harrison 1925, Swett 1926).

Zum Teil sind es höchst abenteuerliche Formen, welche sich durch die gekennzeichneten und ähnliche Operationsmethoden ergeben (Fig. 247—250). Hier seien davon nur einige von Barfurth und Tornier hergestellte Mehrfachbildungen erwähnt, z. B. ein Molch mit überschüssig regenerierter, zugleich fünffingeriger Vorderglied-

maße (Fig. 247), ein Frosch mit dreifachem rechten Vorderarm (Fig. 248) und eine Knoblauchkröte mit dreiteiligen Beinen (Fig. 249).



2ig. 249. Larve von *Pelobates fuscus* mit Mehrfachbildung des Beckens und der Hintergliedmaßen nach Spalten der Hintergliedmaßen der jungen Larve (nach Tornier)

Der komplizierten äußeren Gestalt entsprechen die noch viel verwickelteren inneren Bauverhältnisse, die bei der vorderen wie hinteren Extremität von Tornier einer eingehenden Untersuchung unterzogen wurden. Besonders zum Ausdruck kommt dies im Schulter- und Beckengürtel, wovon hier nur ein ziemlich einfaches Verhalten zur Darstellung gebracht wird (Fig. 250). Dazu sei bemerkt, daß die Deutung der einzelnen Teile auch bei den auf experimentellem Wege,

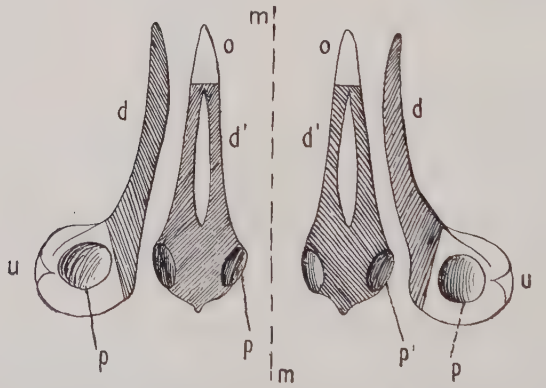


Fig. 250. Becken derselben Krötenlarve (Fig. 249) in etwas schematisierter Darstellung; die alten Teile weiß, die neuen schraffiert gehalten. Die Beckenanlage war durch den Schnitt geteilt und außerdem in je einen größeren unteren (*u*) und einen kleineren oberen Abschnitt (*o*) zerlegt worden. Die ersteren bilden die verlorene Kappe (*o*) und einen Darmbeinflügel (*d*), die letzteren je ein überzähliges Becken (*d'*) neu; *mm* Mittellinie des Tieres, *p* und *p'* Gelenkpfanne des alten und des neuen Beckens (nach Tornier)

also sozusagen unter Kontrolle des Experimentators entstandenen Mehrfachbildungen durchaus nicht einfach ist und recht verschiedenen Auffassungen unterliegt, wie aus Przibrams kritischen Betrachtungen (1921) über die von Tornier und anderen erzielten Mehrfachbildungen hervorgeht. Noch viel mehr gilt dies für die von selbst entstandenen, zumeist frei aufgefundenen Doppel- und Mehrfachbildungen von Gliedmaßen, wie sie in reicher Fülle und verschiedenartigster Gestaltung von den niederen Wirbeltieren bekannt sind. Aber nicht nur von diesen, sondern auch die Vögel und Säugetiere bis zum Menschen hinauf liefern Beispiele dafür (Przibram 1921).

Die Doppel- und Dreifachbildung der Amphibienextremität läßt sich übrigens auch auf eine Weise hervorrufen, die insofern von weiterreichendem Interesse ist, als sie die Vermutung von der Entstehungsweise mancher embryonaler Doppelbildungen zu stützen geeignet ist. Indem auf die nach dem Einschneiden überhäutete Wunde ein Faden in geeigneter Weise aufgelegt wurde, ließ sich vom peripheren Ende her eine Einschnürung und infolgedessen eine Verdoppelung der Anlage bzw. der sich weiter ausbildenden Gliedmaße erzielen (Fig. 251).

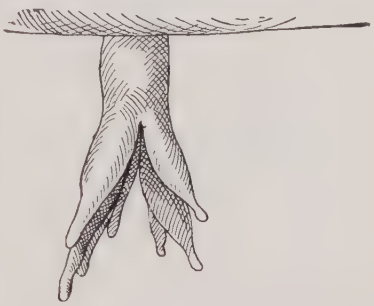


Fig. 251. Experimentell durch Einschnüren mit dem Faden erzeugte Doppelgliedmaße von *Triton cristatus* (nach Tornier)

Ebenfalls durch Einschnüren mittels eines Seidenfadens kam eine von P. della Valle (1913) an der linken Vordergliedmaße eines erwachsenen *Triton* hervorgerufene Mehrfachbildung zustande. Die Extremität wurde im Bereich des Oberarms gebrochen und die Heilung des Bruches durch enge Umschnürung der Bruchstelle mit dem Faden verhindert. In deren Nähe wurde dann das distale Ende bis auf einen kurzen Stumpf entfernt (Fig. 252 *A*). An der Schnittstelle entstand ein Regenerationskegel, doch trat auch am proximalen Ende des Stumpfes, d. h. an der abgeschnürten Bruchstelle ein Bildungsherd auf (Fig. 252 *A*). Aus beiden Regenerationskegeln ging eine neue Extremität hervor, die eine in normaler Richtung an der distalen Wundstelle, die andere umgekehrt gerichtet (als Heteromorphose) am proximalen Stumpfende (Fig. 252 *B*). Aber auch am distalen Ende des proximalen Stumpfes trat Regeneration ein (Fig. 252 *B*), so daß infolge des Schaffens und Aufrechterhaltens der drei Regenerationsflächen eine in ihrer Entstehung besonders klare Bruchdreifachbildung zu stande kam.

Abgesehen davon interessiert hier die bei diesen Versuchen angewandte Methode, weil sie geeignet erscheint, das Zustandekommen von Doppelbildungen in der Fötalzeit als Folge von Einschnürungen (entsprechend Ahlfelds bekannter Beobachtung eines Amnionfadens in dem Spalt eines Doppelfingers) zu erklären. Tornier ist damals solchen vermutlich auf Verletzungen durch das Amnion be-

ruhenden Mißbildungen in einer ausführlichen Untersuchung nachgegangen und hat die an den Vorderfüßen der Cerviden vorkommenden überzähligen Gebilde auf den pathologischen Amniondruck zurückgeführt.

δ) Auf natürlichem Wege entstandene Doppel- und Mehrfachbildungen der Wirbeltiergliedmaßen

Die auf natürlichem Wege, d. h. in der Hauptsache als embryogene Gebilde zustande gekommenen, nach Lage und Form sehr verschiedenartigen Umgestaltungen der Extremitäten mußten schon mehrfach, besonders bei Besprechung der Gliedertiere zur Erläuterung der bei der Regeneration auftretenden Erscheinungen herangezogen werden. An den fünfstrahligen Wirbeltiergliedmaßen sind sie von den niedersten Vertretern bis zu den Säugetieren und Menschen hinauf häufig beobachtet und beschrieben worden. Aus der auch in dieser Beziehung großen Fülle des Materials seien hier nur einige Erscheinungen herausgehoben, die etwas weiteres Interesse verdienen, was vor allem für diejenigen höheren Wirbeltiere, Vögel und Säugetiere gilt, deren Gliedmaßen im Lauf der phylogenetischen Entwicklung eine weitgehende Um- und Rückbildung von Teilen der pentadaktylen Extremität in Anpassung an die besonderen Lebensverhältnisse erfuhren.

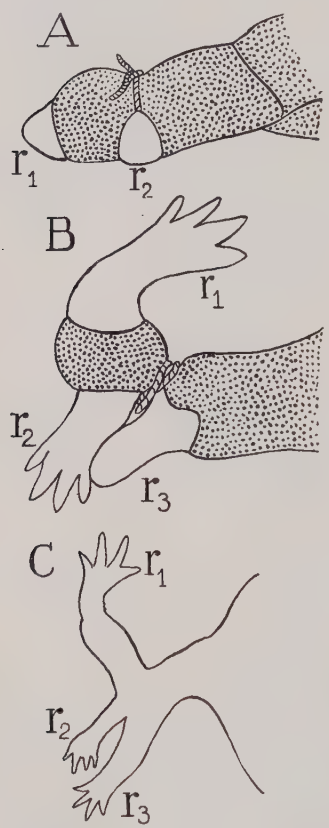


Fig. 252. Dreifachregenerat durch Abschnüren eines Stumpfes am linken Vorderbein von *Triton cristatus*; *A* 47 Tage nach dem Bruch, 17 Tage nach der Amputation, *B* 72 Tage nach dem Bruch, 42 Tage nach der Amputation, r_1 distales, r_2 proximales Regenerat am abgeschnürten Stumpf, r_3 Regenerat des stehengebliebenen Stumpfes, *C* die drei Regenerate ausgebildet (nach Della Valle aus Dürken 1919)

Ähnliche wie die auf experimentellem Wege an Amphibien hervorgerufenen Doppel- und Mehrfachbildungen, die vorher beschrieben wurden (Fig. 243—252), sind als Verdoppelung einzelner Teile oder der ganzen Gliedmaße (bis zum Schultergürtel oder Becken) sowohl von der vorderen wie hinteren Extremität bei

Molchen und Fröschen, besonders aber bei letzteren in größerer Zahl beschrieben worden (Przibram 1921). Die Anzahl der Zehen kann vermehrt, die Extremität kann mehr distal- oder auch proximalwärts gegabelt sein bis zu dem Extrem, daß neben dem einen Bein derselben Seite noch ein zweites oder gar drittes in mehr oder weniger vollständiger Ausgestaltung vorhanden ist. Die Entscheidung darüber, inwieweit es sich bei derartigen Mißbildungen entsprechend den künstlich angebrachten Wunden um Verletzungen der Larven mit nachfolgender atypischer Regeneration oder um bereits in der Embryonalentwicklung vorbereitete Mehrfachbildungen handelt, ist natürlich mit großen Schwierigkeiten verknüpft oder kaum mit einiger Sicherheit zu treffen. Im Gegensatz dazu kommt für die an den Vorder- und Hintergliedmaßen der höheren Wirbeltiere auftretenden Mehrfachbildungen die erstere Möglichkeit nicht in Frage, sondern es könnte, abgesehen von den durch den Ablauf der Entwicklungsvorgänge selbst bedingten Veränderungen nur von etwaigen Verletzungen des Embryos durch Amniondruck oder dergleichen die Rede sein.

Doppelbildungen von Teilen oder der gesamten Extremität sind sowohl an den Vorder- wie Hintergliedmaßen der Vögel beobachtet worden und man kennt Tauben, Hühner, Enten, Gänse usw. mit doppelten Flügeln, wie auch doppelten Beinen oder deren Dreifachbildung, wobei sich der Einfluß der Doppelbildung bis auf das Becken erstreckt. Das gleiche gilt für die Doppelbildungen an den Beinen und ähnlich an den Armen der Säugetiere. Abbildungen der letzteren mit mehr als drei Hinterbeinen oder von der Verlagerung der beiden überzähligen Vorderbeine an den Vorderrücken des Rindes sind zur Genüge bekannt. Hier dürfte aber mehr die Frage nach der Bedeutung der Hyperdaktylie bei den Säugetieren mit reduzierter Phalangenzahl interessieren.

Hyper- oder Polydaktylie tritt bei den Wirbeltieren mit pentadactyler Extremität, so auch bei den Säugetieren und beim Menschen in der Weise auf, daß durch Gabeln oder Verdoppeln einzelner Zehen deren mehr als fünf gebildet werden. Die phylogenetische Möglichkeit einer Weiterbildung der pentadactylen Extremität wird ohnedies durch die Vermehrung der Fingerzahl in den Vordergliedmaßen der Wale und Ichthyosaurier erwiesen. Bemerkenswerter wird die Erscheinung dann, wenn sie sich als Auftreten überzähliger Zehen bei den Wirbeltieren mit verminderter Finger- oder Zehenzahl zeigt, also besonders bei den Huftieren, aber auch

bei den Vögeln. Hier seien nur die ersteren so weit herangezogen, als es im Rahmen dieser Darstellung möglich ist.

Von besonderem Interesse ist die Frage insofern, als es darauf ankommt, wenn möglich zu entscheiden, ob das Auftreten überzähliger Zehen als Rückschlag aufzufassen ist oder eine Mißbildung

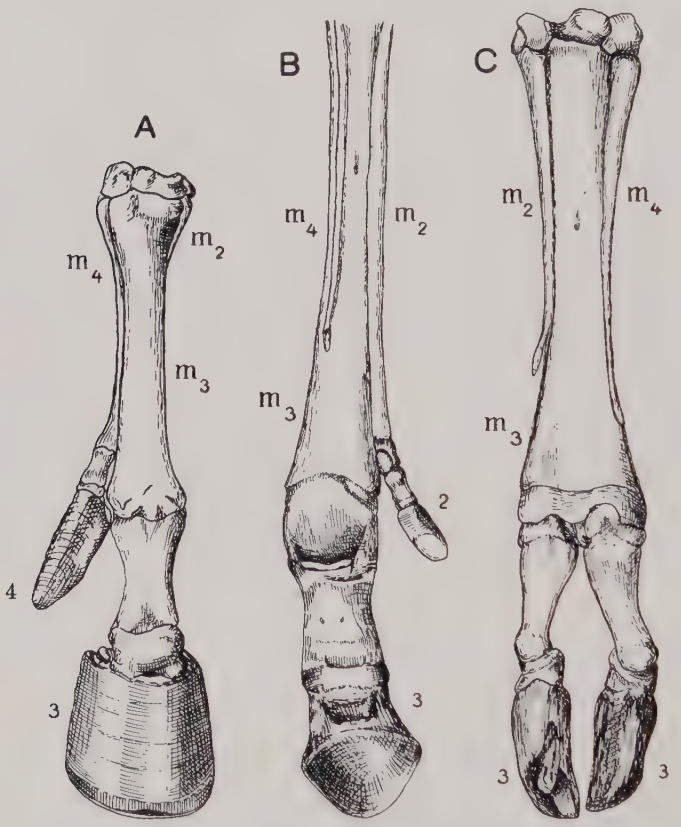


Fig. 253. *A* Rechter Vorderfuß eines Pferdes mit überzähliger Zehe, *B* linker Hinterfuß mit überzähligen Zehen, *C* rechter Vorderfuß, ebenso; m_2, m_3, m_4 das 2., 3. und 4. Metacarpale bzw. Metatarsale, 2—4 die 2. bis 4. Zehe (nach Boas)

in dem bisher besprochenen Sinn darstellt. Begreiflicherweise ging die Neigung der zahlreichen, sich mit der Frage beschäftigenden Autoren mit Vorliebe nach der ersteren Richtung und in manchen Fällen wurde damit die richtige Lösung gefunden, in anderen jedoch nicht. Wenn wir uns in dieser Beziehung an die von Boas (1918) und Alverdes (1924) gegebenen neueren Darstellungen halten, so wird man die von dem erstgenannten Autor beschriebenen mehr-

zehigen Vorder- und Hinterfüße des Pferdes mit ihm als Rückschläge ansehen (Fig. 253 *A* u. *B*). Ausbildung und Stellung dieser Zehen, das Verhalten ihrer Skeletteile und die Lagebeziehungen der 2. und 4. zu der mittleren (3.) Hauptzehe entsprechen ungefähr dem gewöhnlichen Verhalten des Pferdefußes, so daß diese Fälle als Atavismen erscheinen, was sich von anderen nicht sagen läßt.

Bei einigen dieser Fälle, auch bei den von Boas beschriebenen konnte man zweifelhaft sein, ob es sich nicht doch um eine atavistische Bildung handelt, zumal bei der Betrachtung von außen. Die Untersuchung des Skeletts dieser Pferdefüße zeigt dann aber, daß man es nicht mit einer Fortsetzung des betreffenden Griffelbeines zu tun hat, sondern daß eine Verdoppelung der distalen Teile des Fußes stattfand, wobei die überzähligen Fußteile spiegelbildlich zum Hauptfuß gebildet sind und somit dem früher (S. 419) behandelten (Bateson'schen Gesetz entsprechen.

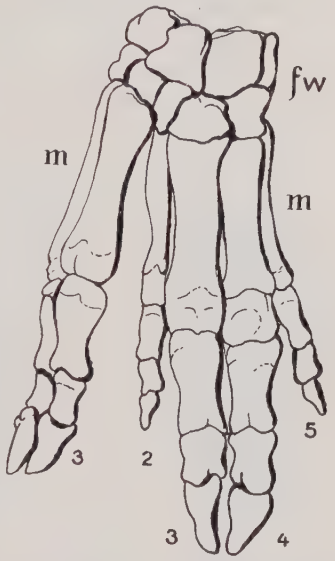


Fig. 254. Linker Fuß des Schweines mit Nebenfuß am medianen Fußrand; *fw* Fußwurzelknochen, *m* Mittelfußknochen, 2, 3, 4, 5 die 2. bis 5. Zehe (nach Boas)

Wenn die Mißbildung nur mehr als Gabelast an dem Ende des dritten Metacarpus ansitzt und im übrigen die soeben gekennzeichneten Verhältnisse zeigt (Fig. 253 *C*), dann ist ihre Natur als Doppelbildung nicht im geringsten zweifelhaft. Letzteres trifft auch für die etwas schwieriger zu beurteilenden und deshalb vielfach als Atavismen mißgedeuteten Füße der Artiodactylen zu, die daraufhin kürzlich von Alverdes einer eingehenden Analyse unterzogen wurden. Nach ihnen handelt es sich bei den als Rückschlag gedeuteten hyperdactylen Schweinefüßen nicht um einen solchen, sondern ebenfalls um Doppelbildung. In dieser Weise erläutert auch Boas den von ihm beschriebenen Schweinefuß (Fig. 254), bei dem der Nebenfuß als Spiegelbild des Hauptfußes, d. h. als (unvollständiger) rechter an dem linken Fuß erscheint. Der Charakter dieser Mißbildung ist also nicht derjenige einer atavistischen, sondern vielmehr einer Doppelbildung, zu welchem Ergebnis auch die an fünf jungen, mit Mon-

strosität der Füße behafteten Schweinen eines Wurfes angestellten Untersuchungen von Alverdes, sowie von F. Drahn (1923) führten, welche teils auf Nachprüfung früherer Angaben, teils auf mikroskopischer Untersuchung von Schnittserien hyperdactyler Schweinembryonen beruhen.

Das Zustandekommen polydactyler Hände oder Füße läßt sich am leichtesten an den bildungsfähigen Gliedmaßen der Amphibien verfolgen, von denen wir derartige Mißbildungen schon vorher kennen lernten (Fig. 244 S. 421). Neuerdings hat sich L. Gräper (1926) bemüht, ihre Entstehung genauer festzustellen, indem er den Fuß distal spaltete und die Spalthälften an der Vereinigung hinderte.

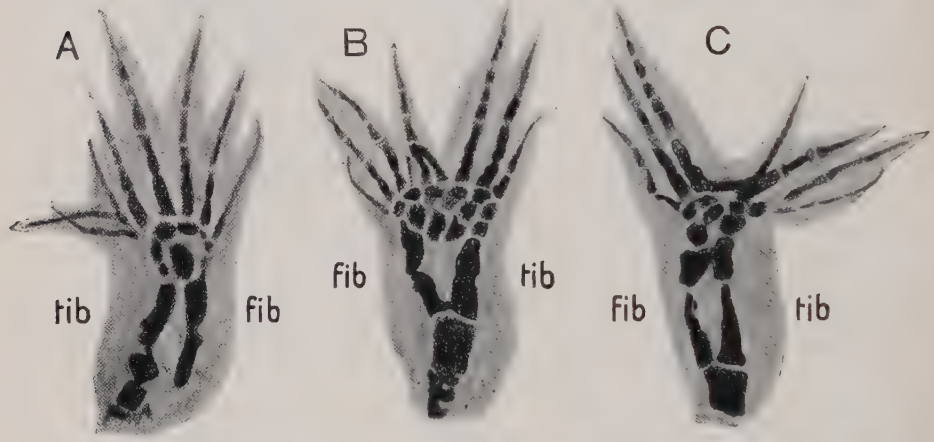


Fig. 255. Polydactyle Hinterfüße von *Amblystoma mexicanum*, entstanden durch Spalten und Getrenntbleiben der distalen Teile, *fib* Fibula, *tib* Tibia (nach L. Gräper 1926)

Dabei können die distalen Teile abgestoßen oder absichtlich entfernt werden, in welchem Fall bei der Neubildung eine Vermehrung der Fingerzahl eintreten kann (Fig. 255 *A* und *B*), aber letzteres geschieht unter Umständen auch dann, wenn die Endglieder erhalten blieben. Dabei kommen Bildungen zustande, die sich durch seitliches Abspreizen der Endglieder auszeichnen (Fig. 255 *C*), während auf dem ersteren Weg polydactyle Gebilde erzielt wurden, die den normalen Füßen ähnlicher sind.

b) Doppel- und Mehrfachbildungen am Körperstamm

α) Am Hinterende

Gabelungen des Schwanzendes sind als Naturfunde von Fischen und Amphibien bekannt, so fand Barfurth eine Larve von *Petro-*

myxon Planeri mit drei Schwanzspitzen, die insofern eine gute Ausbildung zeigten, als jede von ihnen das Rückenmark, die Chorda, Schwanzarterie und Myomeren enthielt und mit dem Flossensaum versehen war (Fig. 256). Nach dem, was bei Amphibien und Reptilien auf experimentellem Wege erzielt wurde, ist anzunehmen, daß die Schwanzspitzen des Querders durch Regeneration nach Verletzung, vielleicht infolge eines Fischbisses entstand.

Fig. 256
Eine der Umwandlung nahe Larve (Querder) von *Petromyzon Planeri* mit drei Schwanzspitzen (Naturfund nach Barfurth)

Wie bei anderen Naturfunden ist es auch bei diesem schwer, mit einiger Sicherheit zu sagen, ob die Mehrfachbildung regenerativen oder embryonalen Ursprungs ist. Eine frühzeitige Spaltung der embryonalen Anlage ist gewiß möglich, wie sie auch experimentell gerade auch bei Fischen zu erzielen ist (Kopsch, Werbee). Die künstlich hervorgerufene Verdoppelung kann ebensowohl das Vorder- wie Hinterende betreffen (Fig. 257). Wenn bei dem von hintenher gespaltenen Embryo (seiner Entstehung entsprechend) in den Spalthälften zunächst nur die Hälfte der Organe vorhanden ist, so können die fehlenden Teile später ergänzt und dadurch vollständig werden.

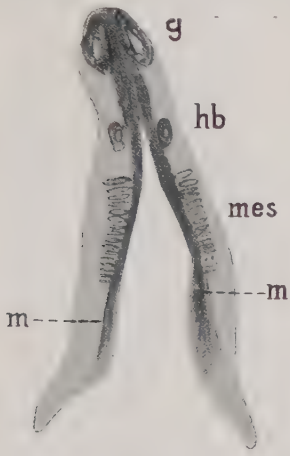


Fig. 257. Forellenembryo (*Trutta fario*) von hinten her bis in die Kopfregion gespalten, *g* Gehirn mit Augenblasen, *hb* Hörbläschen, *mes* Mesodermsomiten, *m* Medullarrohr (nach F. Kopsch)

Ähnliche Mißbildungen des Schwanzendes wie bei den Fischen werden auch bei Molchen, Frosch- und Krötenlarven gefunden, bei denen sie als Schwanzgabelung (Cauda bifida) von Barfurth und anderen durch geeignete Verletzung des Schwanzes und Vorwachsen eines neuen Schwanzes aus der Wunde hervorgerufen wurden. Im ganzen besteht die Vielfältigkeit der Erscheinungen bei diesen Tieren mehr bei den paarigen Körperanhängen, wie schon vorher durch das in dieser Beziehung sehr mannigfache Verhalten der Gliedmaßen bei der Regeneration gezeigt wurde.

Ein sehr bekanntes Beispiel für die Doppel- und Mehrfach-

Fig. 258

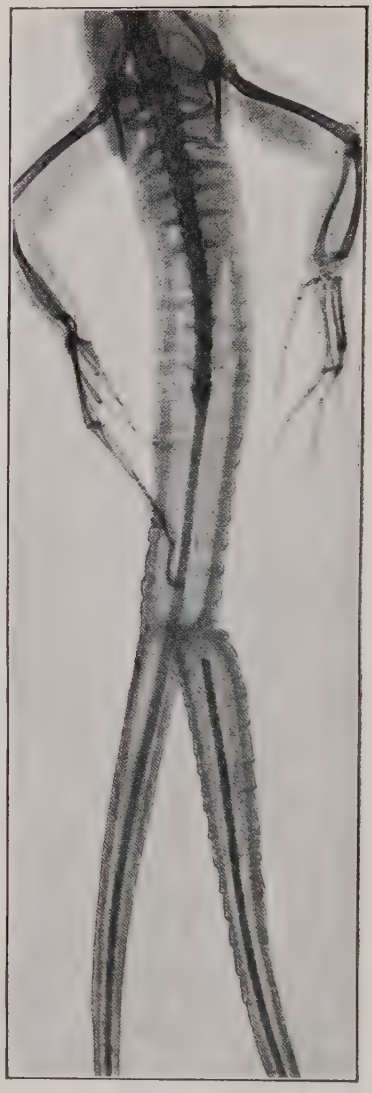


Fig. 259

Fig. 258. Röntgenbild von *Lacerta muralis*. In der Gegend des 14. Schwanzwirbels (proximale Einschnittstelle) leichte Einknickung der Wirbelsäule und seitliches Schwanzregenerat; von der Bruchstelle des 18. Schwanzwirbels geht die regenerierte Schwanzspitze aus (nach Slotopolsky)

Fig. 259. Röntgenbild eines regenerierten Eidechsenschwanzes mit Gabelung Ansatz des primären Regenerats am 9. Schwanzwirbel. Abknickung des regenerierten Schwanzes infolge seitlichen Einschneidens, während das sekundäre Regenerat die Fortsetzung des primären darstellt; die Schwanzspitzen sind weggelassen (nach Slotopolsky)

bildung des Hinterendes liefert jedenfalls der schon vorher wegen seiner großen Regenerationsfähigkeit mehrfach erwähnte Eidechsenschwanz (S. 128 und 216). Er neigt außerdem sehr zu Mehrfachbildungen, die als Naturfunde nicht selten und auf experimentellem Wege unschwer hervorzurufen sind. Entstehen können sie auf verschiedene Weise, z. B. dadurch, daß der normale Schwanz nur abgeknickt, die Wirbelsäule teilweise durchbrochen und an der Bruchstelle die Weichteile verletzt werden. Über der Wunde kann sich dann ein neuer Regenerationskegel und Schwanz bilden, während der alte gleichzeitig erhalten bleibt; von dem neuen nur mit Knorpelrohr versehenen Schwanz unterscheidet sich der alte durch den Besitz der Wirbelsäule.

Es können aber auch nach Abtrennen des Schwanzes aus der Wunde je nach deren Beschaffenheit zwei oder sogar mehrere Schwänze hervorwachsen. Die Bedingungen dafür sind verschiedene. Ist der Schwanz nur angebrochen, aber nicht völlig abgetrennt, so kann durch Auftreten eines Regenerationskegels sowohl am proximalen wie distalen Stumpf und durch Erhaltenbleiben des alten Schwanzes eine Dreifachbildung entstehen, ähnlich derjenigen, welche wir vorher von den Extremitäten der Amphibien kennen lernten. Die Bedingungen an der Wundfläche können aber auch so liegen, daß Regenerationsflächen in etwas verschiedener Höhe und Richtung entstanden, von denen die Regenerationskegel und neuen Schwänze ausgingen. Lagen die Wundstellen überhaupt weiter entfernt von einander, so ergab sich bei stattfindender Regeneration die Bildung der Gabelschwänze von selbst (Fig. 258), wie auch (aus den bereits angegebenen Gründen) auf diesem Wege Mehrfachbildungen entstehen können. Daß diese Verhältnisse lebhaftes Interesse hervorrufen mußten und zu wiederholten Bearbeitungen Veranlassung gaben, wurde schon früher erwähnt (Kap. 5 S. 127, Kap. 7 S. 217 Fraisse, F. Werner, Slotopolsky, Woodland, Volante, White u. a.).

Nur nebenbei sei erwähnt, daß der bereits regenerierte, nur mit Knorpelrohr versehene Schwanz nach Abknicken oder Abtrennen des Schwanzendes sich in ganz ähnlicher Weise wie der normale Schwanz verhalten und Doppelbildungen liefern kann, deren Zustandekommen (nur mit den durch das Fehlen der Wirbel bedingten Abänderungen) in ungefähr entsprechender Weise bewerkstelligt wird (Fig. 259).

Die inneren Bauverhältnisse der Mehrfachbildungen sind unter Umständen weit verwickelterer Natur als man dies nach der äußeren Gestalt erwarten sollte. Die im Freien gefangene, von L. Gräper

beschriebene „dreischwänzige Eidechse mit sieben Schwanzskeletten“ gibt davon eine Vorstellung (Fig. 260). Das Tier hatte nicht nur seinen Schwanz verloren, sondern außerdem einen Bruch der Wirbelsäule in der Weise erfahren, daß deren letztes Stück quer zur Hauptrichtung verlagert wurde. Sowohl vom Hauptstumpf wie vom proximalen und distalen Ende des verlagerten Stückes erfolgte eine Regeneration der Skeletteile (als Knorpelrohr) und des Nervenstrangs (Rückenmarks), wodurch allerdings nicht drei, sondern nur zwei Schwänze zur Ausbildung kamen, von denen der eine zwei Knorpelröhren mit Rückenmark enthält. Eine abermalige Verletzung muß hinzugekommen sein, welche zur Bildung eines neuen (dritten) Schwanzes führte, der die Fortsetzung der älteren Skeletteile von dem neuen Stumpf her, aber auch solche enthält, die von dem aus dem Zusammenhang mit dem (regenerierten) Skelett geratenen Knorpelrohr (als Heteromorphose) entstanden (Fig. 260). Diese Teile stehen infolgedessen nur unter sich, nicht aber mit dem Skelett des Stammes in Verbindung und entbehren teilweise, d. h. in der Neubildung, auch des Nervenstranges (Fig. 260). Diese auf der Annahme wiederholter Verletzung begründete Deutung dürfte

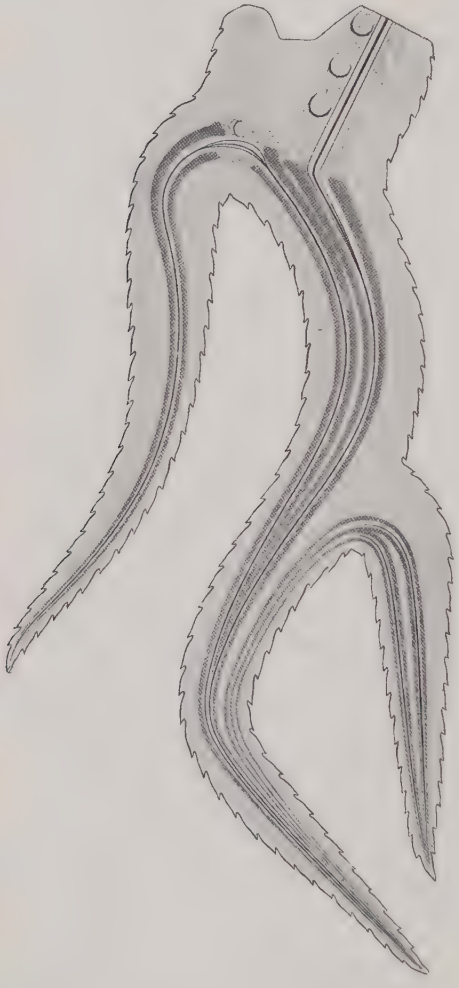


Fig. 260. Aus Serienschnitten gewonnenes, etwas schematisiertes Sagittalschnittbild der Schwanzdreifachbildung einer *Lacerta agilis*, Erläuterung im Text (nach L. Gräper)

die naheliegende sein, wenn sie auch auf anderem Wege versucht werden kann. Hier sollte in der Hauptsache auf die große Komplikation hingewiesen werden, welche der innere Bau derartiger Mehrfachbildung aufweisen kann.

Mehrfachbildungen des Hinterendes sind auch von wirbellosen Tieren bekannt. Am ehesten zu erwarten sind sie bei den besonders regenerationsfähigen Tieren, also bei den Anneliden und Planarien, bei denen sie tatsächlich ebenso wie die Mehrfachbildungen des Vorderendes nicht selten auftreten. Aber auch bei den hinsichtlich des Regenerationsvermögens am Körperstamm weniger befähigten Gliedertieren kommen Verdoppelungen des Hinterleibes vor, allerdings wohl mehr als embryogene, nicht als regenerative Bildungen. Dafür liefern die Skorpione ein geeignetes Beispiel.

Bei seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen am *Euscorpius carpathicus* fand A. Brauer außer Doppelbildungen des Kopfendes auch solche des Schwanzes (Fig. 261). Der Embryo ist in der vorderen Körperpartie durchaus normal, der Hinterleib hingegen, wenigstens in seinen hinteren, nach vorn herumgeschlagenen Teilen verdoppelt. Das gleiche gilt für einen im Freien aufgefundenen jungen Skorpion (*Euscorpius germanus*, Fig. 261 *B*), dessen Duplicitas posterior gewiß ebenfalls auf die Embryonalzeit zurückzuführen ist.

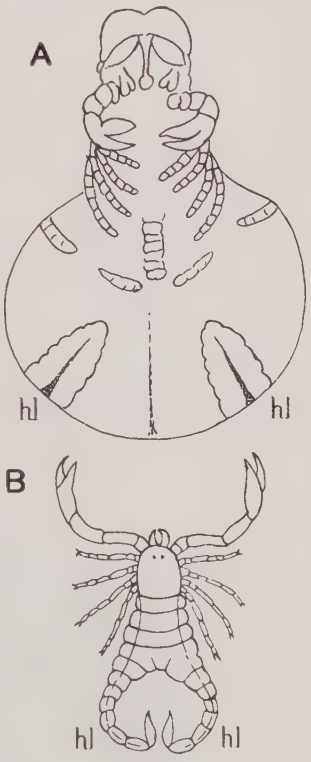


Fig. 261. Skorpionembryo (*A*) und ausgebildeter, im Freien gefundener junger Skorpion (*B*) mit doppeltem Hinterleib (*hl*) (nach A. Brauer und Pavesi)

Über das Zustandekommen derartiger Doppelbildungen kann man natürlich verschiedener Meinung sein, je nachdem man sie in eine frühere oder spätere Zeit der Embryonalentwicklung verlegt. Eine Spaltung und Wiedervereinigung von Anlagen muß stattgefunden haben; es frägt sich nur, zu welcher Zeit sich diese Vorgänge vollzogen. Vermutlich geschah dies sehr früh, worauf auch die Verhältnisse beim Skorpion hindeuten und in dieser Weise durch Brauer angesehen wurden. Zu dieser Auffassung neigt er, unterstützt durch die entwicklungs-

geschichtlichen Beobachtungen und besonders durch die Befunde experimenteller Untersuchungen an anderen Objekten, hauptsächlich aus dem Grunde, weil er an einigen Skorpioneneiern anstatt einer zwei junge, nur aus wenigen Zellen bestehende Keimscheiben fand (Fig. 262), von denen er annahm, daß sie je nach dem Zu-

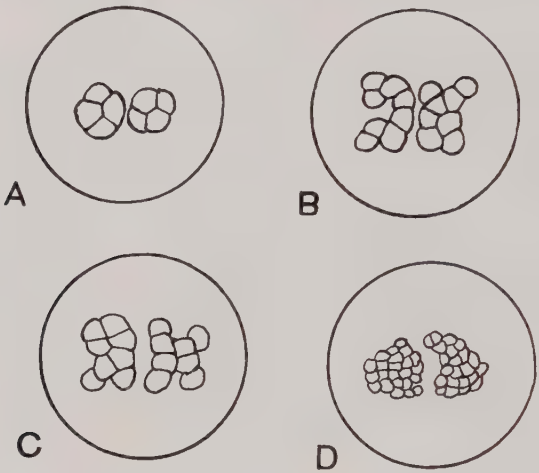


Fig. 262. *A—D* Aufsichtsbilder von vier Eiern des *Euscorpius carpathicus* mit je zwei Keimscheiben, die aus je 4, 8, 22 und 23 Zellen bestehen (nach A. Brauer 1917)

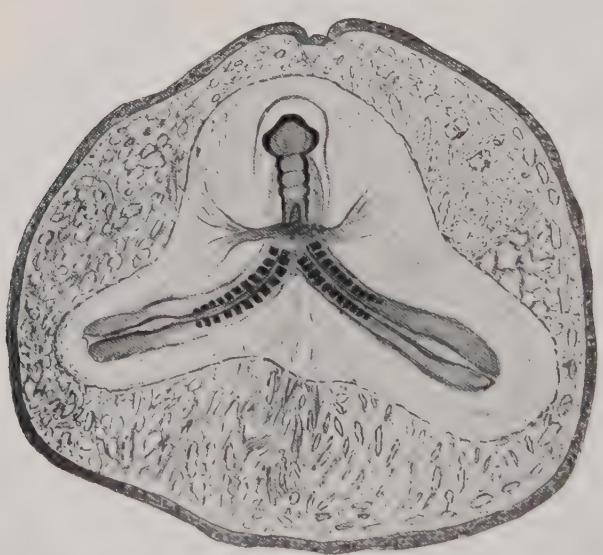


Fig. 263. Embryo vom Huhn (*Gallus domesticus*) mit doppeltem Hinterende im Stadium des geschlossenen Medullarrohrs, der Augenblasen, der Herzanlage und einer größeren Anzahl von Urwirbeln (nach Tannreuther)

sammenlegen und Verschmelzen am Vorder- oder Hinterende die Duplicitas posterior oder anterior lieferten.

Eine entsprechende Annahme läßt sich gewiß auch für die Doppelbildungen anderer Wirbellosen wie der Wirbeltiere machen, bei denen die Verhältnisse in früheren und späteren Stadien sehr ähnlich liegen, indem doppelte Keimscheiben, doppelte Primitivstreifen usw. auftreten (Fig. 284 S. 454). Die Vereinigung erfolgt in verschiedenen Entwicklungszuständen und je nachdem sie vor sich geht, kommen Embryonen mit weniger weit ausgebildeten, selbständigen Hinter- und Vorderenden zustande (Fig. 263 u. 280 S. 450, Tannreuther 1919).

Bei den Wirbeltieren wird diese Annahme noch dadurch gestützt, daß es auf experimentellem Wege gelang, Teile von Keimen in frühen Stadien so zu vereinigen, daß Doppelbildungen aus ihnen hervorgingen, aber auch dadurch, daß ähnlich wie beim Skorpion zwei oder mehr Keimanlagen am Ei auftreten, deren nachträgliche Vereinigung zu Mehrfachbildungen angenommen werden darf. Nur kommt auch bei ihnen immer wieder das vorherige Spalten einer noch jüngeren Anlage, unter Umständen bis zurück zum ersten Furchungsstadium, in Betracht.

Gabelungen des Hinterendes kommen auch sonst bei Arthropoden vor, z. B. beim *Limulus* und bei Dekapodenlarven (nach Przibram 1921). Schimkewitsch und Dogiel beschrieben sie von einem Pantopoden (*Pycnogonum litorale* (1913). Weit häufiger sind solche Zweiteilungen am Hinterende bei Anneliden, besonders im embryonalen, aber auch im ausgebildeten Zustand. Von den zahlreichen darüber gemachten Angaben (Horst, Abel, C. Müller, Korschelt, Vejdovsky, Welch, Penners u. a.) kann hier nur einiges erwähnt werden.

Seit den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Kleinenberg und Vejdovsky ist die Hinneigung der Oligochaeten zu Doppelbildungen allgemein bekannt; durch die neueren, besonders darauf gerichteten Beobachtungen von Welch (1921) und Penners (1924) wird sie bestätigt, indem letzterer Autor bei *Tubifex rivulorum* immerhin eine Anzahl Zwillingsbildungen fand, ersterer sogar angibt, daß in nicht weniger als 20 v. H. der untersuchten Eikapseln dieses Limikolen mindestens eine solche vorhanden war. Hier handelt es sich also um Doppelschwänze embryonalen Ursprungs, wie dies auch bezüglich der noch zu erwähnenden Doppelköpfe oder durchgehenden Zwillingsbildungen der Fall sein kann. Inwieweit diese Möglichkeit bei den Naturfunden besteht, hängt davon ab, ob die Doppelbildungen nach beendeter Embryonalentwicklung in der Lage sind, das Ausschlüpfen aus dem Kokon zu bewerkstelligen und sich den Lebensbedingungen der normalen Tiere anzupassen. Bei *Tubifex* ist bei der eigenartigen Lebensweise des Wurmes die Wahrscheinlichkeit hierfür sehr gering und anscheinend werden bei ihm Doppeltiere im Freien kaum angetroffen (Welch, Penners). Bei den frei im Wasser schwimmenden oder kriechenden Oligochaeten und Polychaeten mag die Lebensfähigkeit zumal der nur zweischwänzigen Würmer größer sein.

Bei der oft sehr bedeutenden Segmentzahl und großen Körperlänge der Anneliden liegt es in der Natur der Sache, daß die Verdoppelung gegen das Hinterende zu, aber auch bereits weiter

vorn eintreten kann und dementsprechend die Schwanzenden kürzer oder länger sind. Auch kann neben einem längeren ein kürzeres Schwanzende vorhanden sein oder es finden sich sogar drei Schwanzenden von verschiedener Länge (Fig. 264 u. 265). Insofern den

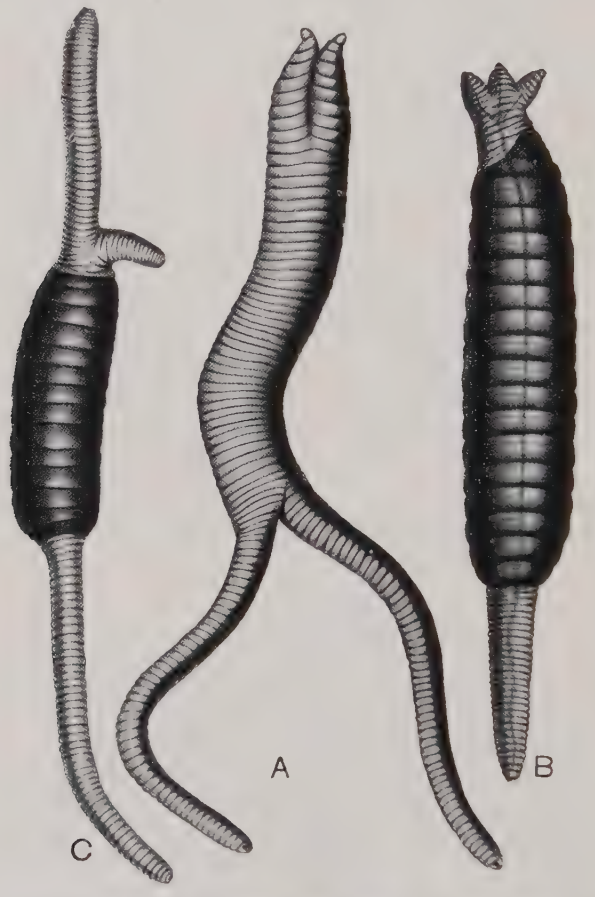


Fig. 264. *A Allolobophora subrubicunda*, embryonale Doppelbildung, *B Helodrilus longus*, ein hinter der Genitalregion entnommenes Teilstück mit dreifachem Kopf- und einfachem Schwanzregenerat, *C* ein ebensolches Teilstück derselben Art mit doppeltem vorderen (heteromorphen) und hinterem einfachen Schwanzregenerat (Original)

Anneliden die Fähigkeit zukommt, unter Umständen auch am Vorderende (als Heteromorphose vgl. Kap. 17 S. 522) ein Schwanzende hervorzubringen, können deren hier auch zwei gebildet werden (Fig. 264 *C*). Das geschah nach Entfernen des vorderen Körperteils durch einen hinter der Genitalregion geführten Schnitt.

Die letzterwähnte Doppelbildung wurde also auf experimentellem Wege erzielt und das gleiche war bei einer Dreifachbildung von *Tubifex rivulorum* der Fall (Fig. 265), die insofern von Interesse ist, als ihr Zustandekommen genauer verfolgt werden konnte (C. Müller 1908).

Zur Prüfung der Regenerationsfähigkeit des Hinterendes waren dem Wurm 62 Körperringe genommen worden, worauf in 3 bis 4 Wochen ein Regenerat von 36 Segmenten entstand. Dieses wurde mit 15 alten Körperringen abermals entfernt und dieselbe Operation wurde noch zweimal mit Regeneraten von 20 und

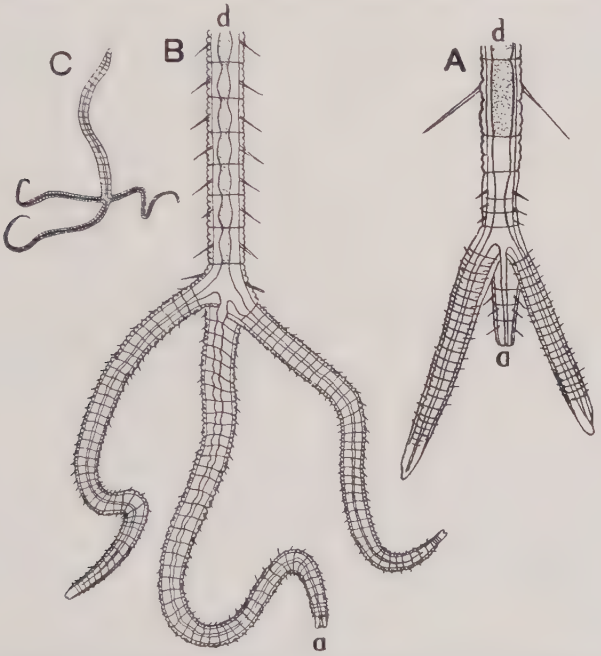


Fig. 265. *Tubifex rivulorum*, *A* und *B* Hinterende mit dreifachem Schwanzregenerat in zwei durch längere Zeit getrennten Ausbildungszuständen, *C* der ganze Wurm noch später (nach C. Müller)

18 Segmenten bei gleichzeitiger Wegnahme von 5 und 3 Körperringen ausgeführt. Nach der letzten und etwa 2 Monate nach der ersten Operation hatte sich ein aus 10 Segmenten bestehendes Regenerat gebildet. Dieses zeigte nach einiger Zeit hinter dem 4. Segment Einschnürungen, die zum Verlust des Regenerats zu führen drohten, weshalb der Wurm unter günstigere Bedingungen gebracht wurde. So blieb das Regenerat zwar erhalten, jedoch waren die mittleren Segmente undeutliche geworden. Vermutlich fand hier eine Umarbeitung von Zellenmaterial statt; jedenfalls traten diese Segmente später nicht mehr hervor. Vielmehr wuchsen ungefähr in der Mitte des Regenerats beiderseits zwei Zapfen hervor, die sich im Verlauf von etwa 2 Wochen zu Regeneraten von 18 und 22 deutlich abgegrenzten Segmenten entwickelten (Fig. 265 *A*). Offenbar waren durch jene krankhafte Ein-

schnürung Verletzungen bzw. Wundflächen entstanden, welche zu der Superregeneration Veranlassung gaben und die Dreifachbildung des Hinterendes entstehen ließen. Das sind Vorgänge, wie sie, abgesehen von der großen Verschiedenheit der Organisation, denjenigen beim Zustandekommen der Mehrfachbildungen des Eidechsenschwanzes durchaus vergleichbar sind (vgl. oben S. 433).

Die Ausbildung der drei Schwanzenden schritt weiter fort, wobei bemerkenswert war, daß das ursprüngliche Regenerat sich zunächst gänzlich passiv verhielt, während die beiden Nebenregenerate bereits zu längeren und ziemlich segmentreichen Regeneraten geworden waren (Fig. 265 A). Später allerdings nahm das mittlere Regenerat ebenfalls das Wachstum wieder auf und überholte die beiden anderen sogar an Länge (Fig. 265 *B* und *C*). Nach $1^1/_2$ Monat bestand das Hauptregenerat aus 28, jedes der Nebenregenerate aus 20 und 25 Segmenten und nach abermals $1^1/_2$ Monat ergab sich, daß das Hauptregenerat 52 Segmente aufwies, während die beiden anderen Regenerate 40 und 42 Segmente zählten.

Die Beschaffenheit der drei Hinterenden war hinsichtlich des Verhaltens ihrer Organe eine im ganzen recht normale. Der Darm setzte sich aus dem Hauptstamm in die Regenerate fort und mündete im mittleren durch den After aus, während dieser in den Nebenregeneraten allerdings fehlte. Der Wurm bot mit seinen drei langen Schwanzenden ein höchst eigenartiges Aussehen dar. Eine gewisse Lebensfähigkeit, wenn auch in der Gefangenschaft, kam ihm immerhin zu, wie aus den mitgeteilten Beobachtungszeiten hervorgeht.

Von verschiedenen anderen als den hier genannten Doppelbildungen bei Anneliden war in einer früher gegebenen Zusammenstellung ausführlicher die Rede (E. Korschelt, Doppelbildungen bei Lumbriciden, Zool. Jahrb. Suppl. VII, 1904).

Bei manchen Tieren läßt sich eine mehr oder weniger weitgehende Verdoppelung des Hinterendes auf sehr einfache Weise, nämlich durch dessen Spalten und Verhindern der Wiedervereinigung der Spalthälften erzielen, wie dies Hanko bei der Meeresschnecke *Nassa mutabilis* ausführte. Allbekannt und leicht anzustellen sind diese Versuche bei den Planarien. Auch bei ihnen neigen die Wundflächen der beiden Spalthälften dazu, sich aneinanderzulegen; wenn sie jedoch getrennt bleiben, kann jede für sich die fehlenden Teile ergänzen, wodurch ein Doppeltier mit (je nach der Länge des Schnittes) mehr oder weniger langen Schwanzenden zustande kommt. Das entspricht also dem Ergebnis der vorerwähnten, an Fischembryonen (Fig. 257) und Amphibienlarven angestellten Versuchen.

Bei der großen Reparationsfähigkeit der Planarien, die sich der Länge nach durchtrennen lassen und das Fehlende ersetzen, ist es begreiflich, daß bei der Spaltung von hintenher und Führung des Schnittes bis zu den Augen, d. h. beinahe bis an die vordere Körperspitze, Doppeltiere entstehen, die schließlich nur noch durch eine schmale Gewebsbrücke verbunden sind (Fig. 267 *A*) und bei denen es nur eines geringen Anstoßes bedarf, daß die Verbindungs-

brücke reißt und sie sich als zwei nunmehr vollständige Tiere voneinander trennen.

Vorbedingung für das Gelingen des Versuchs ist, daß die Spalthälften sich mit den Wundflächen wieder vereinigen. Wenn dies teilweise geschieht, können Tiere mit in der Mitte verbreitertem Körper und zwei Schwanzenden entstehen (Fig. 266 *A*), doch kann die Reparation auch einfacher ohne die Verbreiterung und Gabelung des Schwanzendes erfolgen. Bei einer weit nach vorn gespaltenen Planarie fand ebenfalls die Verschmelzung der Spalthälften von vornher statt, doch blieben die hinteren Teile getrennt und bildeten einen Gabelschwanz. In diesem Fall brachte es jedoch die Art der Schnittführung mit sich, daß noch ein drittes Schwanzende hervorsproßte und dadurch eine Dreifachbildung zustande kam (Fig. 266 *B*, Stevens 1909).

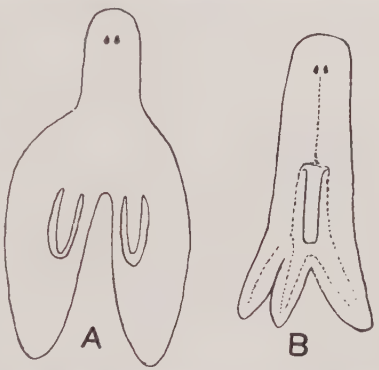


Fig. 266. *A Planaria morgani*, von hinten her gespalten, teilweise verwachsen und Ausbildung zweier Hinterenden, *B* ebenso mit nachfolgendem Auftreten eines dritten Schwanzendes (nach N. M. Stevens)

Die Spaltung braucht nicht durch die Mittellinie zu gehen, sondern kann absichtlich oder unabsichtlich mehr seitwärts verlaufen. Auf diese Weise kann z. B. ein ziemlich schmaler Teil abgetrennt werden, der sich aber ähnlich verhält wie die Körperhälfte, d. h. durch Ausbildung eines (diesmal nicht halbseitigen, sondern ganzen) Kopfes die Selbständigkeit gewinnt (Fig. 267 *B*). Dadurch wird einerseits der Einfluß des Ganzen auf die Teile, wie andererseits eine gewisse Selbständigkeit der letzteren in geeigneter Weise erläutert. Diese zeigt sich auch dann besonders deutlich, wenn der Medianschnitt nicht bis in die Kopfgegend geführt wird und da, wo er endigt, ein neuer Kopf für jedes der beiden Spaltstücke gebildet wird (Fig. 267 *C*). Der Einfluß der letzteren und der Drang nach ihrer Selbständigkeit erwies sich hier stärker als derjenige des Ganzen. Auf diesem Wege wurde zunächst die merkwürdige Bildung eines Tieres mit zwei Hinterenden und drei Köpfen erzielt. Ob es später zur Auflösung der Individualität durch Abtrennen und Selbständigwerden der Teilstücke oder aber zum Überwiegen des Hauptstückes, etwa durch Resorption der Neubildungen und Regulation des

Ganzen kommt, hängt von den verschiedenen dabei obwaltenden inneren und äußeren Faktoren ab.

Die gleiche Ausführung des Versuchs kann übrigens auch ein etwas andersartiges Ergebnis haben, insofern im Spaltungswinkel anstatt der vorherigen beiden nur ein Kopf auftritt (Fig. 267 *D*). Da er zum Hauptstück invers gerichtet ist, sah man ihn als eine

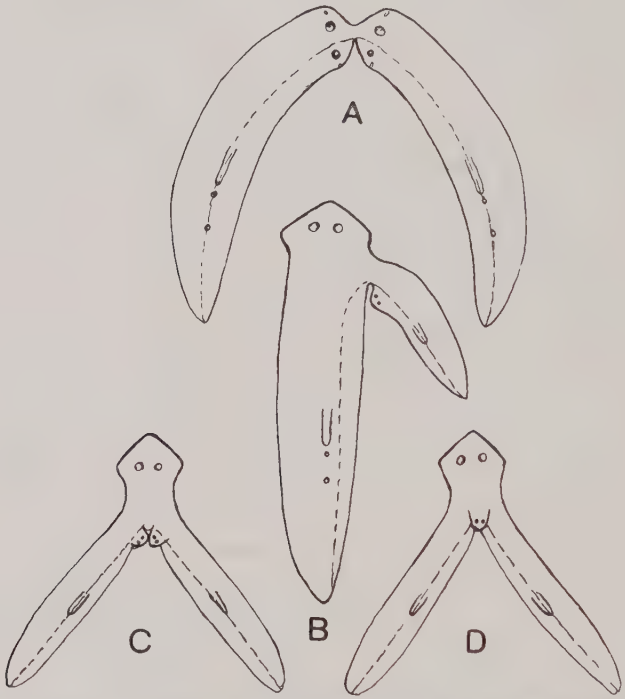


Fig. 267. *Planaria lugubris; A* von hinten her in der Mittellinie bis in die Augengegend längs durchschnitten, die Seitenteile repariert; *B* kleineres Seitenstück abgespalten, daran Kopfregeneration; *C* mediane Durchtrennung mit Bildung zweier Köpfe; *D* ebenso mit Reparation und Bildung eines Kopfes. Schnittrichtung bzw. Grenzen zwischen alten und neuen Teilen durch die gestrichelten Linien angegeben (nach Th. Morgan)

zu diesem gehörige heteromorphe Bildung an (vgl. Kap. 17 S. 516). Das ungeteilte Hauptstück und die beiden Spaltstücke gehen jedoch an dieser Stelle ineinander über und daher kann es sich auch um einen unter Einfluß eines der Spaltstücke entstandenen, in der Richtung etwas verschobenen Kopf und nicht um eine Heteromorphose handeln. Indem der neugebildete Kopf die engen Beziehungen zu dem einen Spaltstück bewahrt oder sie im anderen Fall

erst gewinnt, was bei dem weitgehenden Regulationsvermögen dieser Tiere nicht unwahrscheinlich ist, ergibt sich das Selbständigwerden des betr. Spaltstückes und seine spätere Ablösung vom Hauptstück ohne weiteres.

Schon aus den wenigen hier mitgeteilten Befunden ist zu entnehmen, welche reiche Fülle von Fragen sich aus diesen Versuchen ergibt. Sie sind denn auch nach den verschiedensten Richtungen aufgeworfen worden, doch muß in dieser Beziehung auf die sich damit beschäftigenden älteren Untersuchungen von Morgan, van Duyne, W. Voigt, Stevens, Child. Steinmann und die neueren Arbeiten von W. Goetsch (1921—25), G. Colosi und E. Keil (1924) verwiesen werden.

Kurz erwähnt sei nur noch, daß einzelne Tiere mit doppeltem Hinterende auch bei rhabdocölen Turbellarien und Nemertinen im Freien aufgefunden wurden (Sekera 1911, J. Nusbaum und M. Oxner 1914).

β) Doppel- und Mehrfachbildungen am Vorderende

Um mit den zuletzt besprochenen Planarien zu beginnen, so lassen sich Doppelbildungen mit zwei Vorderenden auf die gleiche Weise d. h. durch Spalten des Körpers von vornher erzielen, wobei die Länge des Schnittes und seine Lage (in oder neben der Mittellinie) in der Hauptsache die Form der zustandekommenden Gebilde bestimmt (Fig. 268 *A* und *B*). Wenn dementsprechend die Selbständigkeit der Spaltstücke größer wird, kann schließlich so wie bei den gespaltenen Hinterenden ihre Abtrennung erfolgen. Wird bei einer zweiköpfigen Planarie der eine Kopf abermals gespalten, so ergibt sich beim Gelingen der Operation ein Tier mit drei Köpfen (A. Vandel 1921). Dieselbe Operation läßt sich noch weiter durchführen; so erzielte J. Lus (1924) aus der dreiköpfigen eine vierköpfige und ferner-

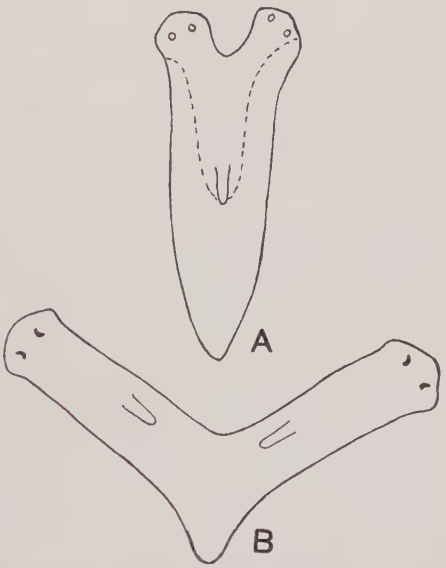


Fig. 268. *Curtisia simplicissima; A* Doppelbildung infolge des bis in die Pharyngealgegend geführten Schnittes, *B* bei weiter nach hinten geführtem Schnitt. Die gestrichelte Linie in *A* zeigt die Grenze zwischen alten und neuen Teilen an (nach Morgan)

hin eine mehrköpfige Planarie, bis es im Verlauf von etwa sechs Monaten gelang, ein zehnköpfiges Tier herzustellen, das ein höchst eigenartiges Aussehen darbietet (Fig. 269). Nach der Angabe des Autors soll die mehrköpfige Planarie ernährungsfähig gewesen sein; jedenfalls nahm sie bei den andauernden Regenerationen nicht im geringsten an Umfang ab.

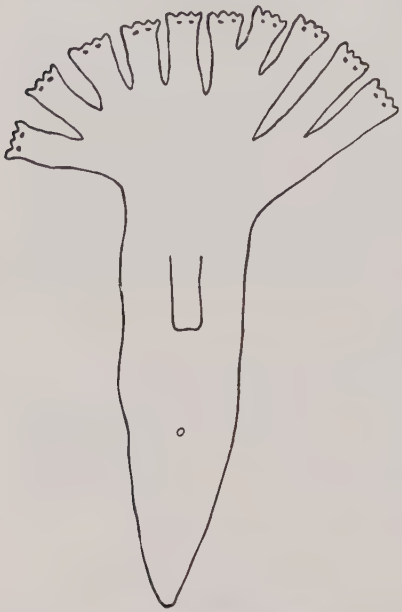


Fig. 269. *Dendrocoelum lacteum* mit den zehn durch fortgesetzte Spaltung hervorgerufenen Köpfen (nach J. Lus 1924)

Die Doppelbildung kann noch auf etwas andere Weise, nämlich durch Abschneiden des Kopfes, Längsspalten und Abtrennen des einen Spaltstücks erzielt werden, indem vorn an dem langen und weiter hinten an dem kurzen Spaltstück ein Kopf entsteht (Fig. 192 *B* S. 338). Daß die Selbständigkeit des kleinen Spaltstückes jedoch unterdrückt und die Kopfbildung an ihm durch Beeinflussung seitens des Hauptstückes verhindert werden kann, wurde in anderer Verbindung bereits erwähnt (S. 338).

Wie beim Spalten von hinten her im Spaltwinkel ein neuer Kopf gebildet werden kann (Fig. 267 *D*), so bei der entgegengesetzten Schnittführung ein neuer Schwanz (Fig. 270 *A*). Für die Bewertung dieser Neubildung gelten dieselben Betrachtungen, wie sie vorher (S. 441 ff.) für den umgekehrten Versuch angestellt wurden und sie werden bis zu einem gewissen Grad durch die Ergebnisse der neueren

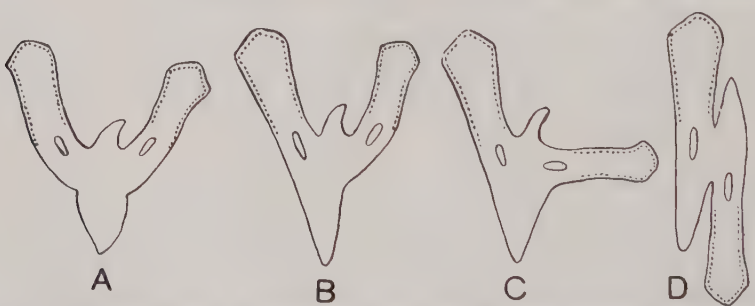


Fig. 270. *Polycelis nigra*, Spaltung von vorn her in der Mittellinie und Auftreten eines Schwanzes im Spaltwinkel (*A*), *B*—*D* Verbindung des einen Spaltstückes mit dem neuen Schwanz und Ausgestaltung zu einem vollständigen, umgekehrt gerichteten Individuum; am Rand die zahlreichen Augen (nach E. Keil)

Versuche von W. Goetsch und E. Keil bestätigt. Bei den doppelköpfigen Spalttieren besteht entschieden das Bestreben der einen Spalthälfte, in engere Beziehung mit dem (anscheinend heteromorphen) Schwanzende zu treten, wenn eine solche nicht vielleicht von Anfang an vorhanden war. Dies läßt sich aus der Einstellung des Spaltstückes erkennen (Fig. 270 *B* und *C*), die mehr und mehr dahin geht, mit dem neuen Schwanzstück ein ganzes zu bilden. Daraus ergibt sich schließlich eine entgegengesetzte Orientierung des Spaltstückes (Fig. 270 *D*), zu welchem jetzt das neue Schwanzstück zugehörig erscheint, während das andere Spaltstück mit dem alten

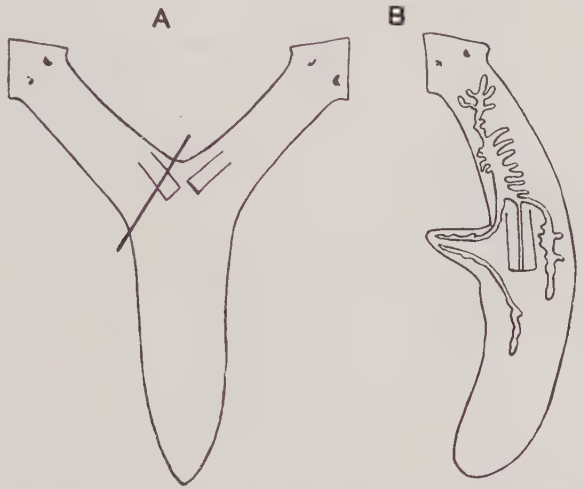


Fig. 271. *Planaria gonocephala* nach Abtragen des linksseitigen Vorderendes an dem doppelköpfigen Tier (*A*), die Neubildung eines Schwanzendes vom Stumpf aus (*B*); in das neue Schwanzende ragen zwei hintere Darmenden hinein (nach Steinmann 1910)

Schwanzstück ein einheitliches Ganzes bildet. So ist es zur Ausbildung zweier vollständigen Tiere gekommen, die in umgekehrter Richtung parallel nebeneinander liegen und nur noch durch eine verhältnismäßig schmale Brücke miteinander verbunden sind. Wenn diese einreißt werden beide Tiere als selbständige Individuen frei, in die sich nunmehr das anfängliche Doppeltier aufgelöst hat (E. Keil 1924; man vgl. hierzu auch Kap. 23).

Doppelköpfige Planarien konnten in eine andere Form übergeführt und nach Steinmanns Auffassung konnte der „Einfluß des Ganzen auf die Regeneration der Teile“ dadurch erwiesen werden, daß ein Vorderende abgeschnitten wurde (Fig. 271 *A*). An seiner Stelle entstand nicht etwa wieder ein neuer Kopf, sondern ein

kegelförmiger Auswuchs (Fig. 271 *B*), an dessen Schwanznatur Steinmann nicht zweifelt und den er als unter dem Einfluß des erhalten gebliebenen Vorderendes bzw. des „Ganzen" entstanden ansieht.

Die durch Spalten von vornher zustande kommenden doppelköpfigen Planarien lassen sich mit den durch einen natürlichen Vorgang, nämlich durch Längsteilung entstehenden Hydren vergleichen, die vorübergehend doppelköpfig erscheinen, bis die Spaltung weiter nach unten vordringt (Fig. 272 *A*). Solche Doppelköpfe beobachtete H. C. Müller (1913) an den Stöcken verschiedener Hydroidpolypen (Fig. 272 *B* und *C*) und denkt bei deren Zustandekommen

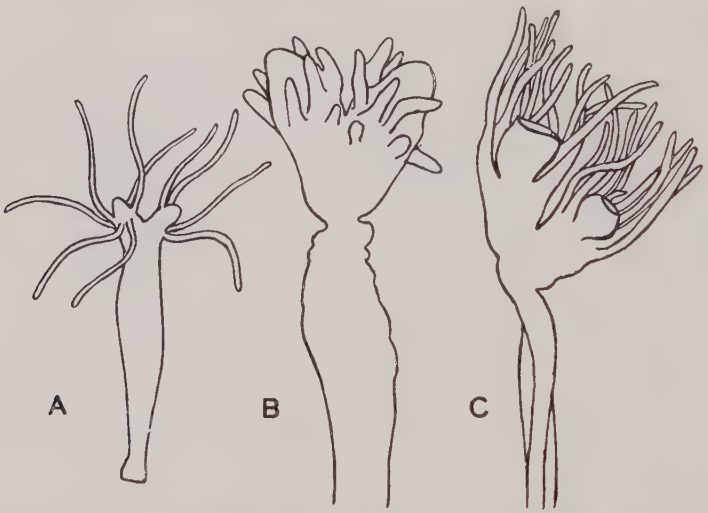


Fig. 272. *A* Süßwasserpolyp (*Hydra vulgaris*) in beginnender Längsteilung, *B* und *C* Doppelköpfe am Stock von *Cordylophora lacustris* und *Eudendrium rameum* (nach W. Koelitz und H. C. Müller)

ebenfalls an Spalten von vornher, aber auch an Regeneration nach seitlicher Verletzung und andere Ursachen, wie doppelte Anlage oder vorhergehende Depression.

Die doppelköpfigen Individuen, die als gelegentliche Funde von den Turbellarien und Nemertinen bekannt wurden, neigen im ganzen zu den auf embryonalem Wege entstandenen, mehr oder weniger vollständigen Verwachsungsmißbildungen, wie wir sie als Duplicitas cruciata im nächsten Abschnitt noch kennen lernen werden. Das gleiche gilt von den Anneliden, obwohl auch einzelne Polychaeten und Oligochaeten mit Doppelbildungen des Vorderendes bekannt geworden sind (Korschelt 1904). Ein solcher Fall ist der von

P. Langerhans für *Typosyllis variegata* beschriebene (Fig. 273). Dieser im Freien aufgefundene Wurm trug am Vorderende einen etwas größeren, aus fünf Segmenten bestehenden und einen kleineren, nur drei Segmente zählenden Kopf. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß beide Köpfe nach Verlust des Vorderendes neu gebildet wurden.

Im ganzen wird man das Weiterleben der auf embryonalem oder regenerativem Wege entstandenen doppelköpfigen Individuen

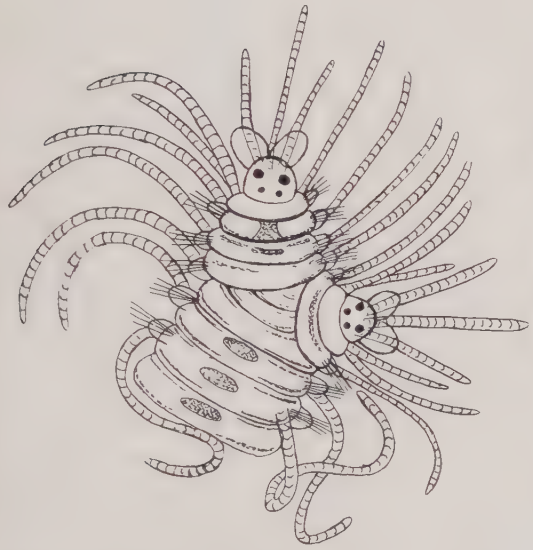


Fig. 273. *Typosyllis variegata* mit zwei Köpfen am Vorderende (nach P. Langerhans)

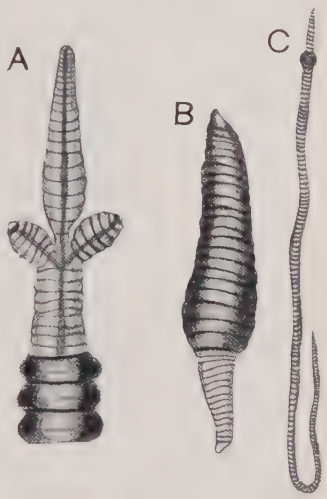


Fig. 274. *Criodrilus lacuum*; *A* heteromorpher Schwanz zwischen zwei Vorderenden, *B* heteromorpher Kopf am Hinterende eines Vorderstückes, *C* ein aus vier ursprünglichen Körperringen entstandener vollständiger Wurm (nach V. Janda 1926)

aus den schon früher geltend gemachten Gründen kaum für sehr aussichtsreich ansehen, wie denn auch nur wenige solche abweichend gestaltete Würmer freilebend aufgefunden wurden. Bei den von verschiedenen Forschern an Oligochaeten vorgenommenen Regenerationsversuchen traten sie schon etwas häufiger auf (Bonnet, Joest, Korschelt, Morgan, Hyman 1916, Janda 1926). Außer Zweifachkönnen auch Dreifachbildungen vorkommen (Fig. 264 *B* S. 438). Die Bildung zweier Köpfe, die neben einem heteromorphen Schwanz hervortraten (Fig. 274) beobachtete Janda (1926).

Daß die Ausbildung derartiger Köpfe nicht immer tadellos ist, läßt sich denken; immerhin können sie mit Mundöffnung, Vorderdarm, Gehirn, Bauchmark, Blutgefäßen usw. ausgestattet und anscheinend auch funktionsfähig sein, so daß es sich dabei um durchaus normale Kopfbildungen handelt.

Wie bei den Gliedertieren Doppelbildungen am Hinterende des Körpers vorkommen (Fig. 261 S. 435), so auch am Vorderende, wofür wir ebenfalls als geeignetes Beispiel den Skorpion wählen. Die Spaltung kann ziemlich vorn aber auch weiter hinten beginnen, so daß nur der Kopf oder Teile von ihm, im anderen Fall jedoch beträchtliche Teile des Körpers davon betroffen werden (Fig. 275). Die dahinter liegenden Partien erscheinen einheitlich und die Erklärung für das Zustandekommen derartiger Doppelbildungen ist dieselbe, wie sie vorher (S. 435ff.) für dasjenige der Duplicitas posterior gegeben wurde.

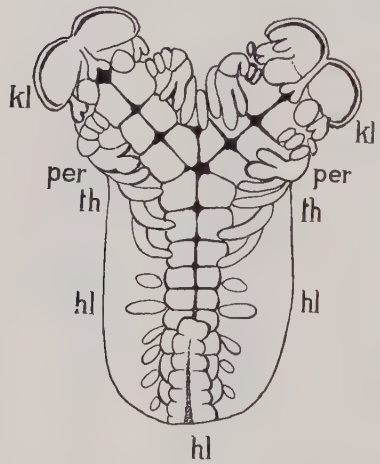


Fig. 275. Doppelbildung am Vorderende eines Embryos von *Euscorpius carpathicus*, die bis zum Segment des zweiten Beinpaars reicht; *kl* Kopflappen, *per* Pedipalpen (das große scherentragende zweite Gliedmaßenpaar des Cephalothorax), *th* Thorax (Brustabschnitt), *hl* Hinterleib (Abdomen) nach A. Brauer 1917

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Wirbeltieren. Duplicitas anterior wurde in geringerem Umfang oder sich weiter nach hinten erstreckend von den niederen bis zu den höchsten Wirbeltieren als natürliches Vorkommen oder infolge experimenteller Beeinflussung der Embryonen nicht selten beobachtet (Fig. 276—282). Eine Reihe solcher bei Molchen und Fischen gefundenen Mißbildungen führt Lebedinsky (1923) an. Die von ihm selbst beschriebene doppelköpfige Larve des Grasfrosches zeigt außer den beiden Köpfen eine Fortsetzung der Verdoppelung auf den Rumpf, so daß sie den von Spemann experimentell erzielten Tritonlarven in den Hauptzügen gleicht (Fig. 276 und 277). Gewisse Unterschiede in der Ausbildung der einzelnen Körperteile und in der Erstreckung der Duplicitas anterior nach hinten sind stets vorhanden. Inwieweit es sich nur um eine Duplicitas anterior (und ebenso um eine D. posterior) handelt oder

Fig. 276

Fig. 277

Fig. 276. *Triton taeniatus*, Duplicitas anterior nach medianem Einschnüren auf frühem Embryonalstadium (nach Spemann)

Fig. 277. *Triton taeniatus* mit weitgehender Verdoppelung des Vorderkörpers (nach sehr frühem medianen Einschnüren); Kiemen, Leber und Pankreas in inverser Lage (nach Spemann 1919)

Fig. 278

Fig. 279

Fig. 278 und 279. Duplicitas anterior einer Schlange und deren Röntgenbild (nach Johnson aus Hübner)

um eine weitergehende, wenn auch nur unvollkommene Doppelbildung des Gesamtkörpers, vermag unter Umständen erst die genaue Untersuchung der Innenteile zu entscheiden.

Derartige Doppelbildungen ergaben sich schon bei O. Schultzes auf Druck- und Gravitationswirkung beruhenden älteren (Determinations-) Versuchen an Froscheiern, wie auch Tornier (1907) solche durch einen in zweckmäßiger Weise auf die frühen Furchungsstadien ausgeübten Druck beim Axolotl hervorbrachte. In anderer Weise

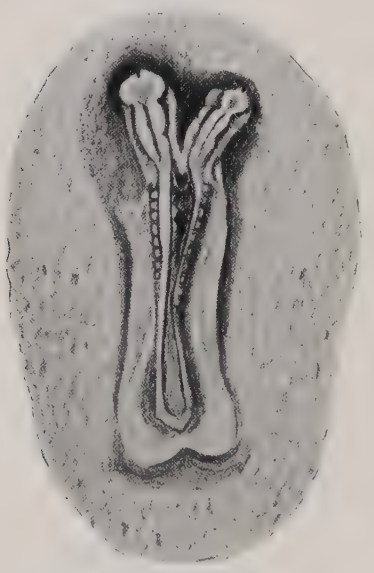


Fig. 280

Fig. 281

Fig. 280. Duplicitas anterior am Star-Ei (*Sturnus vulgaris*) im Stadium des bereits geschlossenen Medullarrohrs mit Augenblasen und einer Reihe von Urwirbeln: das linke etwas weiter als das rechte Vorderende entwickelt (nach F. Klaussner)

Fig. 281. Dreifachbildung des Vorderendes einer jungen Forelle (*Salmo fario*) (nach Klaussner)

verfuhr Spemann, der die Doppelbildungen durch medianes Einschnüren der Tritonembryonen ebenfalls auf frühen Entwicklungszuständen (Blastula bis zur Gastrula und Anlage des Medullarrohrs) erzielte. Es ist anzunehmen, daß die Doppelbildungen des Vorderkörpers, die wir ebenso wie von den Amphibien und Reptilien bis hinauf zu den Säugetieren und Menschen kennen (Fig. 276—282), auf dieselbe Weise entstanden.[1]) Zwar kann es sich nur um Vermutungen

1) Es dürfte interessieren, daß im Reptilienhaus des Zoologischen Gartens in New York eine im Freien gefangene zweiköpfige Schlange (*Lampropeltis trian-*

handeln, aber die Wahrscheinlichkeit spricht jedenfalls für eine solche Annahme. Die Ausgestaltung der Duplicitas anterior und wie weit sie nach hinten reicht, hängt von der Verletzung bzw. sonstigen Beeinflussung ab, die der Keim erfuhr. Außer Doppelbildungen kommen auch Mehrfachbildungen vor und zwar sowohl bei den niederen wie höheren Wirbeltieren. Von den vielen beschriebenen Vorkommnissen seien einige charakteristische Fälle herausgegriffen, die für sich selbst sprechen (Fig. 281 und 282). Im übrigen darf auf die schon früher genannten Werke verwiesen werden, in denen diese Erscheinungen eingehend behandelt sind: Marchand, Bateson, Barfurth, Fischel, Klaussner, Schwalbe, Hübner, Przibram, Broman und Schlegel. Anders (1921) beschäftigte sich in einer mehr theoretischen Untersuchung mit der entwicklungsmechanischen Bedeutung der Doppelbildungen bei Wirbeltieren und Wirbellosen besonders auch im Hinblick auf die Frage nach dem Einfluß, den das Zentralnervensystem bei gewissen dabei in Betracht kommenden Bildungsvorgängen ausübt. Von dem letzteren Problem wird in einem späteren Abschnitt noch die Rede sein (Kap. 22).

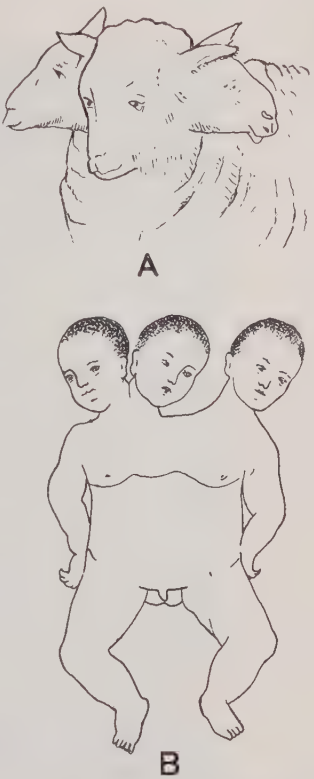


Fig. 282. *A* Dreiköpfiges Schaf, *B* dreiköpfiger Knabe mit starker Verbreiterung des Rumpfes, also vermutlicher Weitererstreckung der Mehrfachbildung nach hinten (nach Przibram 1921)

γ) Doppelbildungen am Vorder- und Hinterende. Den größten Teil des Körpers umfassende Doppelbildungen

Doppelbildungen, die den ganzen Körper betreffen und deren beide Komponenten so gut wie vollständig ausgebildet sind, so daß sie nur wenig gemeinsame, verbindende Teile besitzen, kennt man

gulum) mehrere Monate lebend gehalten, in ihren Bewegungen und sonstigem Gebahren, sowie bei der Nahrungsaufnahme beobachtet wurde. Vermutlich hätte sie noch länger gelebt, wenn sie nicht an Parasiten zugrunde gegangen wäre; geschätzt wurde ihr Alter auf eineinhalb Jahr (Der Naturforscher H. 4, 1925/26 mit Abbildung).

zur Genüge auch vom Menschen. Es sei nur an die siamesischen Zwillinge oder an jene anderen Thoracopagen erinnert, bei denen es möglich war, auf operativem Wege die Trennung erfolgreich zu vollziehen. Die Entstehung derartiger Doppelbildungen dürfte ebenfalls auf Trennung der Keimhälften in ganz früher Embryonalzeit

Fig. 283. *Euscorpius carpathicus; A* zwei Embryonen mit allen Gliedmaßenanlagen an einem Ei; der eine etwas größer als der andere, *B* Doppelbildung, am Hinterende verwachsene Embryonen, *C* kreuzweise Verwachsung mit Verschiebung der Vorder- und Hinterenden (nach A. Brauer)

und spätere Vereinigung zurückzuführen sein. Die letztere kann verschieden weit gehen und dementsprechend eine mehr oder weniger innige sein, so daß von einer Trennung der Zwillingskomponenten entfernt nicht mehr die Rede sein kann. Auch kann die Verwachsung in verschiedenen Regionen erfolgen, ungefähr in der Mitte, d. h. also an der Brust oder am Rücken, aber auch weiter vorn oder hinten, am Kopf oder am Hinterleib. Ebenso treten Verwachsungen in verschiedenartig verwendeter oder gar entgegengesetzter Richtung, etwa am Scheitel ein, so daß der Zusammenhang an der Schädeldecke besteht. Alle diese in der Embryonalzeit entstandenen Mißbildungen gehören nicht eigentlich hierher, sondern in das Gebiet der Teratologie, weshalb auch in dieser Beziehung auf die vorher (S. 451) erwähnten Werke verwiesen sei.

Was für die höheren und niederen Wirbeltiere gilt, wird in ungefähr entsprechender Weise, abgesehen natürlich von den sehr abweichenden Organisations- und Entwicklungsverhältnissen, bei den wirbellosen Tieren gefunden. Dafür sei nochmals der schon mehrfach erwähnte Skorpion zur Erläuterung herangezogen. Brauer fand in seinem reichen Skorpionentwicklungsmaterial einzelne Eier nicht nur mit den bereits vorher (S. 436 Fig. 262) besprochenen jungen Keimscheiben, sondern auch solche mit zwei schon weit ausgebildeten, aber voneinander völlig unabhängigen Embryonen (Fig. 283 *A*). Sie erscheinen normal und gegen die Möglichkeit ihrer vollständigen, wohl nur durch Materialmangel beeinflußten endgültigen Entwicklung ist kaum etwas einzuwenden. Hier kann also über die Entstehung zweier vollständigen Tiere aus einem Ei kein Zweifel obwalten und man hat die vielbesprochenen „eineiigen Zwillinge“ wirklich vor sich.

Ganz das gleiche Verhalten kennt man von anderen Tieren, die durch die Größe und den Dotterreichtum ihrer Eier von vornherein die Möglichkeit dafür bieten, wie es bei den meroblastischen Wirbeltieren (Fischen, Reptilien und Vögeln) der Fall ist. Von den letzteren, besonders vom Huhn, sind solche doppelte Keimscheiben und die daraus hervorgehenden Embryonen bekannt (Fig. 284 Klaussner, Tannreuther 1919 u. a.).

Von der Möglichkeit des Zusammenlegens der beiden Embryonalanlagen (Keimscheiben oder Keimscheibenhälften) war schon vorher die Rede (S. 435ff.). Je nach ihrer Lage und Vereinigungszeit kann es dadurch zu den verschiedenartigsten Doppelbildungen kommen: zu Verschmelzungen mit gleichnamigen oder ungleich-

namigen Enden (Fig. 283 *B*), kreuzweisen oder Parallelvereinigungen, vollständigen oder unvollständigen Verbindungen, Duplicitas anterior und posterior usw. (Fig. 283 *C*, Fig. 275 und 261).

Durch die Entstehung des Embryos an einem beschränkten Teil des dotterreichen Eis (Keimscheibe) wie beim Skorpion und bei den meroblastischen Wirbeltieren dürfte das Zustandekommen von Doppelbildungen sehr begünstigt werden, wobei es allerdings auffällig ist, daß mir bei den Tausenden von Embryonen der doch einigermaßen ähnliche Verhältnisse zeigenden Cephalopoden (*Loligo, Sepia, Eledone, Octopus*), die ich für eigene Untersuchungen und Kurszwecke in allen (jüngsten bis ältesten) Entwicklungszuständen selbst präparierte, Doppelbildungen niemals zu Gesicht kamen. Daran, daß die Möglichkeit dazu besteht, ist jedoch insofern nicht zu zweifeln, als ich einigemale zwei Keimscheiben im gefurchten und ungefurchten Zustand am Ei fand, die dann ein wenig vom animalen Pol abgerückt benachbart oder auch etwas entfernter voneinander lagen.

Fig. 284. *Gallus domesticus*, zwei Embryonen (mit ausgebildetem Medullarrohr, Gehirn- und Augenanlagen, sowie einer Anzahl Urwirbeln und Herzanlage) an einem Eidotter. Der eine (größere) Embryo ist etwas weiter entwickelt als der andere (kleinere) (nach F. Klaussner)

Von dem häufigen Auftreten der Doppelbildungen sehr junger wie auch älterer Embryonalstadien bei den Anneliden mußte ebenfalls schon früher (S. 437) gesprochen werden. Infolge der Teilungsfähigkeit der jungen Entwicklungszustände (z. B. auf dem Gastrulastadium bei *Allolobophora trapezoides* nach Kleinenberg, in Wirklichkeit noch früher) ist es begreiflich, daß auch Verwachsungen der im übrigen ziemlich vollständigen Embryonen vorkommen. Die Vereinigung kann natürlich ebenfalls auf sehr verschiedene Weise erfolgen und kürzere oder längere Strecken des Vorder- und Hinterendes frei lassen (Fig. 264 *A*). Solche als Duplicitas cruciata bezeichnete Doppelbildungen von *Tubifex rivulorum* mit gegabeltem Vorder- und Hinterende sind unlängst von P. S. Welch (1921) mehrfach beschrieben und von A. Penners (1924) genau analysiert sowie auf ihre Entstehung geprüft worden.

Wenn bei gegabeltem Vorder- oder Hinterende das Mittelstück einheitlich zu sein scheint, braucht dies doch nicht der Fall zu sein, sondern es erweist sich bei genauerer Untersuchung ebenfalls doppelt, so daß eine durchgehende Verwachsung zweier Embryonen vorliegt, ähnlich wie sie bereits für die Wirbeltiere angegeben

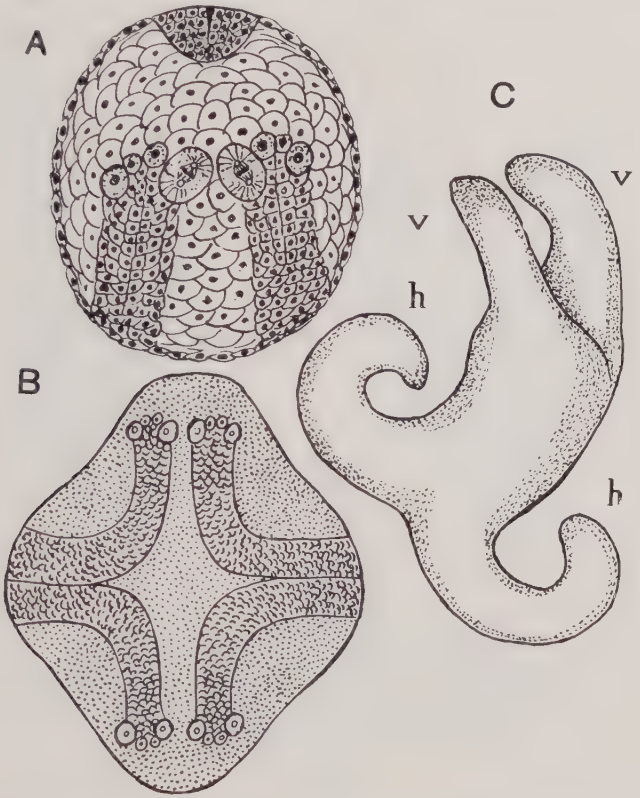


Fig. 285. *A* Normaler Embryo von *Tubifex rivulorum* mit den beiden Keimstreifenhälften, *B* Duplicitas cruciata mit je zwei Keimstreifenhälften und ihren vier Ecto-Teloblasten, *C* der ältere Embryo mit dem gespaltenen Vorder- und Hinterende (*v* und *h*) (nach A. Penners)

wurde. Wie zu erwarten war, erfolgt die Sonderung der beiden Komponenten am Keim schon sehr früh und zwar bereits beim ersten Furchungsschritt. An diesem jüngsten Embryonalstadium entstehen nach den Beobachtungen von A. Penners zwei gleichwertige Wachstumszentren, von denen aus sich jede Hälfte wie ein normales Ganze weiter entwickelt und dadurch zu der Doppelbildung Veranlassung gibt. Besonders deutlich und schon sehr klar aus-

geprägt ist diese auf den Stadien mit verdoppelten Keimstreifen zu erkennen. Der normale Embryo entsteht in der Hauptsache aus zwei Keimstreifenhälften, von denen jede durch fortgesetzte Teilung der fünf großen Urzellen (einer mesodermalen und vier ektodermalen „Teloblasten", Fig. 285 *A*) geliefert wird. An den Embryonen jedoch, aus denen die Doppelbildungen hervorgehen, treten zwei Keimstreifen, d. h. je zwei, also vier Keimstreifenhälften auf. Dadurch kommen die schon auf diesem Stadium recht eigenartigen Bilder (Fig. 285 *B*) und später die Doppelbildungen des Embryos mit gegabeltem Vorder- und Hinterende, sowie scheinbar einheitlichem, in Wirklichkeit ebenfalls doppeltem Mittelstück zustande (Fig. 285 *C*), die unter Umständen die weitere Ausbildung bis zur Gestalt des fertigen Wurmes erlangen (Fig. 264 *A*).

Bei einer typischen Duplicitas cruciata müßte die Verwachsung der vorher gespaltenen Anlagen so erfolgen, daß nicht zusammengehörige miteinander vereinigt werden, also etwa das rechte Vorderende mit einem linken Hinterende. Auch könnten die gespaltenen Hinterenden der beiden Embryonalanlagen sich wechselseitig aneinanderlegen (das rechte an das linke Schwanzende und umgekehrt) und der Länge nach miteinander verschmelzen, wie man sich dies etwa nach den Skorpionbildern vorstellen kann (Fig. 283). A. Penners ist diesen Vorgängen bei *Tubifex* von den frühesten bis zu den späteren Stadien nachgegangen und hat sie nach Möglichkeit zu klären gesucht. Mit den dabei stattfindenden Wachstumsvorgängen und Verlagerungen hatte sich auf Grund seiner experimentellen Untersuchungen an Amphibienembryonen früher bereits O. Schultze (1894) und G. Wetzel (1895), sowie Spemann (1901, 1904, 1917) eingehend beschäftigt. Auf seine Veranlassung sind diese Untersuchungen (von Mangold u. a.) höchst erfolgreich fortgesetzt worden, wie auch Dürken, Schleip und Penners (1925, 26) die Duplicitas cruciata der Amphibien durch dahin gerichtete Versuche in ihrer Entstehung zu klären suchten. Die dabei angewandten Methoden durch Verletzen, Schnüren und Pressen der Eier findet man ebenso wie die übrige Literatur bei den genannten Autoren angegeben. Diese führten auch Vereinigungsversuche mit jungen Entwicklungsstadien der Amphibienembryonen aus. Werden z. B. beginnende Gastrulationsstadien nach Entfernen größerer oder kleinerer animaler Kappen so zum Verwachsen gebracht, daß ihre Medianebenen zusammenfallen und die oberen Urmundlippen sich in entgegengesetzter Stellung befinden, so entstehen Doppelmißbildungen vom Typus des Janus oder der Duplicitas cruciata (E. Wessel 1926). — In dieser Verbindung sei überdies auf Przibrams allgemeine, auch die speziellen Verhältnisse berücksichtigenden Ausführungen verwiesen (1920 und 1921).

Doppelbildungen am Vorder- und Hinterende bzw. des Gesamtkörpers sind auch von anderen Würmern, z. B. von Nemertinen und Turbellarien, abgesehen von den auf experimentellem Wege erzielten, bekannt geworden. Künstliche Gabelungen des Kopf- und Schwanzendes lassen sich bei genügender Vorsicht an Planarien durch Anbringen eines Spaltes von vorn und hintenher hervor-

bringen. Natürliche Doppelbildungen, die durchaus an die vorerwähnten, z. B. der Skorpione erinnern, wurden bei den Nemertinen gefunden (Fig. 286 *A*—*C*, Nusbaum und Oxner). Die genauere Untersuchung derartiger Mißbildungen bestätigt das zum Teil schon äußerlich erkennbare Vorhandensein der inneren Organe ungefähr in der

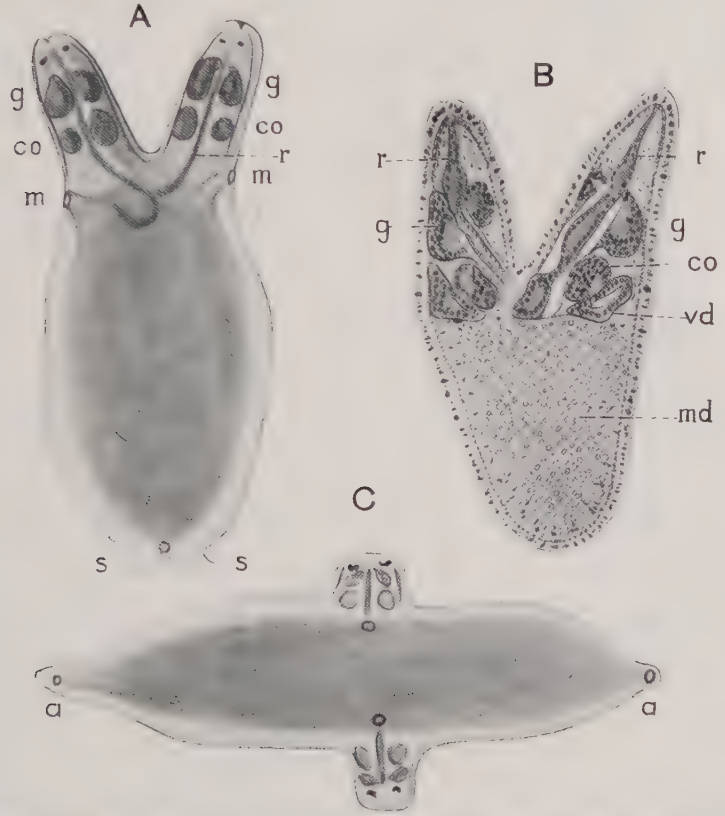


Fig. 286. *Lineus ruber*; *A* und *B* Doppelbildung mit stärker gespaltenem Vorderende und kurzem doppelten Schwanzende im Aufsichtsbild und Längsschnitt, *C* Kreuzdoppeltier; hinter den Augen Gehirn (*g*) und Cerebralorgan (*co*), vorn der lange Rüssel (*r*) ausmündend, *m* Mund, *vd* Vorderdarm, *md* Mitteldarm, *a* After, *s* Schwanzanhang (nach Nusbaum und Oxner)

normalen Ausbildung (Fig. 286 *B*). Die genauere Untersuchung würde vielleicht erweisen, daß man es bei diesen eigenartigen Bildungen mit einer Duplicitas cruciata im weitern Sinn zu tun hat.

In einer äußerlich besonders stark ausgeprägten Form der „Duplicitas cruciata" stellen sich die von Sekera bei rhabdocoelen Turbellarien (*Macrostomum*, *Prorhynchus*, *Bothrioplana*) neben nor-

malen Embryonen in Eikapseln aufgefundenen Würmer dar (Fig. 287 *A* und *B*).

An der Doppelbildung der *Bothrioplana bohemica* war bei weit gespaltenem Hinterende der Kopf zwar nur median etwas eingekerbt, um so tiefer jedoch bei den beiden anderen Tieren gegabelt. Soweit ersichtlich waren in den Gabelästen die Organe in vollständiger Ausbildung vorhanden; inwiefern dies auch in dem gemeinsamen Mittelteil der Fall ist, läßt sich schwer sagen; von außen ist darin ein anscheinend einheitlicher Magenraum zu erkennen (Fig. 287). Dagegen ist bei dem einen Tier der Darm hinten verdoppelt, während gerade dieser Wurm nur einen Pharynx besitzen soll. Diese und andere derartige Doppelbildungen bedürfen zu ihrem Verständnis einer eingehenden Untersuchung und womöglich der Klarlegung ihres Zustandekommens in der Embryonalentwicklung.

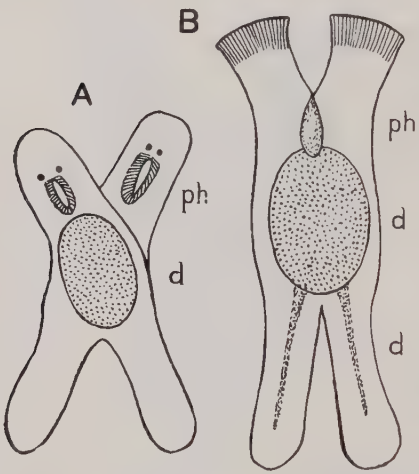


Fig. 287. Doppelbildung mit gespaltenem Vorder- und Hinterende von *Macrostomum appendiculatum* (*A*) und *Prorhynchus balticus* (*B*), hinter den Augen der Pharynx (*ph*), dahinter der Darm (*d*) (nach Sekera)

δ) Doppel- und Mehrfachbildung innerer Organe.

Situs inversus

Mit der Verdoppelung beträchtlicher Teile des Körpers muß auch eine solche ihrer äußeren und inneren Organe stattfinden; davon braucht nicht weiter gesprochen zu werden. Hiervon unabhängige Verdoppelungen und Mehrfachbildungen einzelner Teile, besonders der Körperanhänge lernten wir schon vorher kennen (S. 415 ff.). Ähnlich können sich auch innere Organe verhalten, wofür die Linse des Wirbeltierauges ein gutes Beispiel liefert. Ehe wir auf dieses eingehen, sei erwähnt, daß auch die Augen selbst eine Verdoppelung erfahren können, so bei den Schnecken (*Paludina* und *Helix*) nach Entfernen der Fühler und deren Neubildung. Die beiden Augenblasen werden dann gut ausgebildet nebeneinanderliegend gefunden (Techow 1910).

Verdoppelung der Linse im Wirbeltierauge. Die Tatsache, daß Ansätze zur Linsenbildung (Lentoide) an recht verschiedenen Stellen des Auges auftreten, wurde schon früher erwähnt (Kap. 10 S. 317). Dadurch kann es zur Bildung mehrfacher solcher Lentoide in demselben Auge kommen, wenn diese auch

keine sehr vollkommene Ausgestaltung erfahren (Fischel, Jokl, Petersen, Kolmer). Dennoch werden unter Umständen nach Entfernung der Linse aus dem Auge der Tritonlarve zwei neue Linsen gebildet, die dicht nebeneinander liegen (Colucci, Fischel, Fig. 288, man vgl. hierzu auch Kap. 10 S. 317). Die Ursachen dieser Lentoid- und Linsenbildungen sind die durch den experimentellen Eingriff hervorgerufenen Verletzungen oder wo sie ohne einen solchen als natürliche Bildungen auftreten, irgendwelche an den betr. Stellen des Auges vorhandenen Defekte.

Drei vollkommen ausgebildete Linsen fand Werber (1916) in einem Fall von Synophthalmie bei dem Knochenfisch *Fundulus heteroclitus*, während diese Erscheinung sonst mit Vereinfachung des Auges verbunden ist. Andererseits kann Synophthalmie oder Cyklopie gerade auch mit Doppelbildungen am übrigen Körper verbunden sein, wie man dies von den bekannten Mißbildungen des Menschen und der Säugetiere weiß (Schwalbe 1907).

Fig. 288. Auge einer Tritonlarve mit Bildung von zwei Linsen nach Entnahme der alten Linse (nach Fischel)

Doppelbildungen an den Begattungsorganen von Insekten. Ganz anderer Art als die soeben besprochenen Doppelbildungen sind diejenigen, welche von R. Goldschmidt bei seinen Untersuchungen über die Intersexualität des Schwammspinners (*Lymantria dispar*) an dessen Kopulationsapparat beobachtet wurden. Insofern die Begattungsorgane der Insekten durch Umwandlung der letzten Hinterleibsringe entstehen, handelt es sich eigentlich um Doppelbildungen an diesem, d. h. am Körperstamm, doch wurden diese Teile der Hauptsache nach ins Innere verlegt und in so innigen Zusammenhang mit dem übrigen Geschlechtsapparat gebracht, daß sie diesem zugehörig erscheinen und gewöhnlich so betrachtet werden. Von dem Eintreten der Intersexualität, die darin besteht, daß ein Tier sich zunächst nach der einen Richtung geschlechtlich entwickelt und dann nach der anderen Richtung umschlägt, also erst weiblich ist, dann männlich wird und umgekehrt, wird auch der Kopulationsapparat betroffen. Wenn er sich von dem ursprünglichen Zustand des einen zu dem des anderen Geschlechts entwickelt, treten Doppelbildungen einzelner Teile und zwar der zangenartig seitlich am Penisrohr gelegenen

Valven auf. Allerdings geschieht dies nur in den höchsten Stadien der „weiblichen Intersexualität", wenn also bei den ursprünglich weiblichen Tieren die männlichen Charaktere und mit ihnen die Valven der männlichen Begattungsorgane erscheinen. Dabei können die Valven sowohl Doppel- wie Dreifachbildungen sein; in ihrer Gestalt und Lage zeigen sie gewisse, von Goldschmidt näher beschriebene Symmetrieverhältnisse, in welcher Beziehung auf die früher gegebenen Darlegungen verwiesen sei (S. 419).

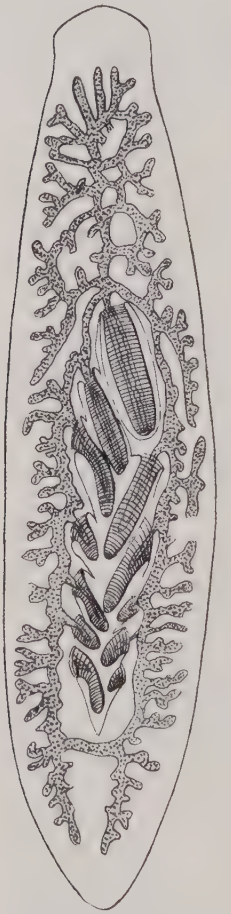


Fig. 289
Planaria montenegrina mit dem verzweigten Darm und den zahlreichen auf den Hauptpharynx folgenden Rüsseln (nach Mrazek)

Bei den hier vorliegenden Erscheinungen handelt es sich um solche von ungewöhnlicher Natur, bei denen man von vornherein auf Abweichungen vom normalen Verhalten gefaßt sein darf, doch liegt darin keine Erklärung des Auftretens der im ganzen regelmäßig ausgebildeten und ebenso angeordneten Organe. Wie auch Goldschmidt betont, pflegen Doppelbildungen von Körperanhängen in Verbindung mit Regeneration als Folge von Verletzungen zu entstehen, wovon hier nicht die Rede sein kann. An die Stelle des fehlenden Wundreizes tritt nach Goldschmidts Auffassung ein anderer, durch das Auseinanderziehen der Anlagen hervorgerufener Reiz, der Veranlassung nicht zur Ausbildung eines einfachen, sondern eines doppelten oder mehrfachen Körperteils wird.

Die Polypharyngie der Planarien ist eine schon seit langer Zeit bekannte, höchst merkwürdige Art der Verdoppelung und Mehrfachbildung innerer Organe. Als Mißbildung wird gelegentlich bei Planarien die Erscheinung angetroffen, daß außer dem eigentlichen noch ein zweiter oder dritter Pharynx auftritt. Dieses ungewöhnliche Verhalten scheint sich jedoch bei anderen Planarien befestigt zu haben. So zeigt *Planaria alpina* nicht selten anstatt des einen zwei Rüssel (Steinmann, Mrazek); die *Planaria anophthalma* aus Montenegro besitzt deren drei. Bei anderen Arten (*Pl. montenegrina*, *Pl. teratophila* aus Süditalien, *Phagocata gracilis* aus Amerika) nimmt die Zahl der Rüssel mit dem Heranwachsen zu, um bis zu 12, 20 sogar 30 zu steigen (Fig. 289). Eine solche

Planarie mit den zahlreichen, hinter dem Hauptpharynx aufeinanderfolgenden Rüsseln macht einen höchst eigentümlichen Eindruck. Es wird geschildert, wie sie sich ihrer gleichzeitig bei der Nahrungsaufnahme bedient, was aber anscheinend wenig vorteilhaft, vielleicht sogar ungünstiger ist, als wenn nur ein einziger Pharynx vorhanden wäre (Steinmann).

Das Verhalten der polypharyngealen Planarien erinnert an dasjenige der mit mehreren Mundstielen versehenen Medusen (*Gastroblasta*), bei denen dies jedoch kein bleibender Zustand ist, sondern mit Vorbereitungen zur Teilung zusammenhängt. Daran hat man auch bei den Planarien gedacht, da sie ohnedies

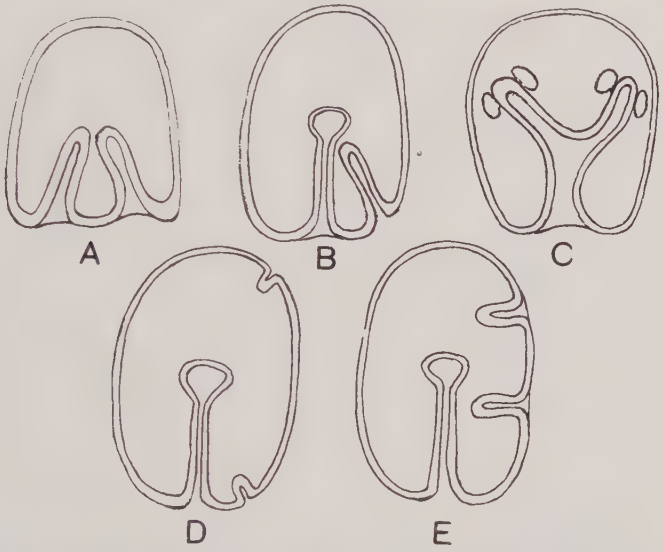


Fig. 290. Doppelbildungen der Larven des Seesterns *Patiria miniata*, *A—E* Doppel- und Dreifachbildung des Urdarms, *C* dessen Gabelung mit je zwei Enterocoelien (nach Newman)

dazu neigen. Auch die Vervielfältigung des Geschlechtsapparates bei den Bandwürmern mit nachfolgender Verselbständigung und Abtrennung der betr. Körperteile bietet eine gewisse Analogie. Einen bestimmten Anhalt dafür, daß die Polypharyngie auf diese Weise entstanden sei, hat man freilich nicht. Deshalb wurde auch an die Befestigung eines auf reparativem Wege erworbenen Verhaltens gedacht. Wenn der Rüssel bei der Nahrungsaufnahme verloren geht, was leicht geschehen kann, so erscheint es möglich, daß bei der Reparation nicht ein, sondern gelegentlich ein zweiter und dritter Pharynx entsteht (Wilhelmi). Tatsächlich wurden bei Regenerationsversuchen an Planarien mehr nebenbei, aber auch absichtlich nach Entfernen des Pharynx zwei oder drei neue Rüssel erzielt. Steinmann, der sich selbst mit solchen Versuchen, wie mit dem ganzen Problem beschäftigte, vermochte sich der letzteren Erklärungsweise nicht anzuschließen. In

seinen verschiedenen Bearbeitungen der Planarien (1909—1917) findet sich eingehenderes darüber.

Doppel- und Mehrfachbildung von Organanlagen bei Echinodermenlarven. Eine Verdoppelung des Urdarms oder seiner Teile ergab sich bei den zuerst von H. Driesch angestellten und später von anderen Forschern wieder aufgenommenen Versuchen zur Erzeugung von Doppelbildungen durch physiologische Isolierung der Furchungszellen oder andere Beeinflussung

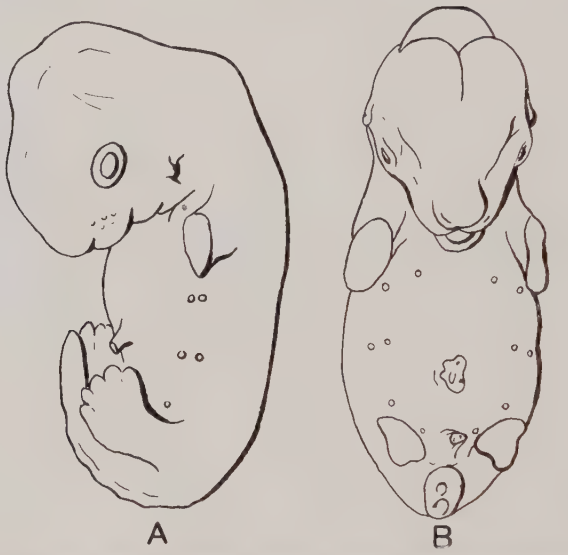


Fig. 291. *A* Jüngerer und *B* etwas älterer Embryo des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris*) in Seiten- und Bauchansicht, die vordere bzw. vorderen und hinteren Gliedmaßen abgeschnitten; hinter dem Armstumpf die pektoralen, dahinter die ersten abdominalen und hinter diesen die zweiten und dritten abdominalen (unpaaren) Milchhügel (nach Bresslau)

der Eier von Seeigeln und Seesternen (H. H. Newman 1921). Es kann eine Gabelung des Urdarms eintreten und mit ihm eine Verdoppelung der von ihm ausgehenden Organanlagen, Enterocoelien und Hydrocoel (Fig. 290 *C*) oder es werden zwei Urdarmeinstülpungen nebeneinander gebildet (Fig. 290 *A*). Die eine von ihnen kann als eigentliche Darmanlage besser, die andere schwächer entwickelt sein oder neben dem schon weiter ausgebildeten Urdarm tritt eine zweite und noch eine dritte Urdarmanlage auf (Fig. 290 *B*, *D* und *E*). Das kann auch in größerer Entfernung davon geschehen. Die Möglichkeit besteht, daß unter der Voraussetzung der weiteren Ent-

wicklungsfähigkeit derartiger Larven Doppel- und Mehrfachbildungen der inneren Organe auch in späteren Entwicklungsstadien, vielleicht sogar beim ausgebildeten Tier zustande kommen.

Verdoppelung der Milchdrüsenanlagen bei Säugetieren. Es sind recht verschiedenartige Erscheinungen, die hier behandelt werden, so auch die Verdoppelung eines Teiles des Mammarapparats bei den Embryonen des Eichhörnchens (Bresslau 1911). Nach der Sonderung der Milchpunkte von der Milchlinie als eigne Mammaranlagen tritt an den beiden vorderen Paaren eine Verdoppelung auf, die gewissermaßen als ein Teilungsvorgang des bisher einheitlichen Milchhügels erscheint (Fig. 291 *A*). Zunächst liegen die beiden Anlagen noch eng aneinander, um dann etwas weiter voneinander abzurücken (Fig. 291 *A* und *B*). Die hinteren Mammaranlagen werden von dieser Verdoppelung nicht betroffen (Fig. 291 *A* und *B*). Daß der abgetrennte Teil der Milchdrüsenanlage später ein Haar zur Entwicklung bringt, empfindet Bresslau bei den nahen Beziehungen der beiderlei Gebilde, die sich besonders in den Mammarhaaren der Monotremen offenbart, nicht weiter störend. Andererseits ist es eine aus der Entwicklungsgeschichte zur Genüge bekannte Erscheinung, daß verschiedenartige Gebilde zunächst in einer gemeinsamen Anlage vereinigt sind, um nach ihrer Trennung einen abweichenden Ausbildungsgang einzuschlagen.

Situs inversus. Soweit es mit der ganzen Organisation vereinbar ist, zeigen die inneren Organe der Komponenten einer Doppel- oder Mehrfachbildung ungefähr die normale Lage. Unter Umständen tritt aber bei Doppelbildungen jene verwendete Lagerung der Organe ein, die als Situs inversus oder S. transversus bezeichnet wird, doch braucht sie mit der Doppelbildung nichts zu tun zu haben, sondern wird auch ohne diese bei sonst normalen Individuen gefunden. Dies ist ebenso bei niederen wie bei höheren Tieren und auch gelegentlich beim Menschen der Fall. Man versteht darunter die Erscheinung, daß die Organe eine zur Norm spiegelbildlich gleiche Lagerung einnehmen. In hohem Maße ist dies der Fall bei den rechts und links gewundenen Schnecken ein und derselben Art, z. B. unseren Weinbergschnecken, bei denen die gesamte Organisation, auch der äußere Körper (Mantel und Schale) davon betroffen wird. Während bei dieser Schneckenart Rechtswindung die Regel ist, machen einzelne Tiere davon eine Ausnahme, indem alle in Frage kommenden Organe links gewunden sind. Die

für gewöhnlich links gewundenen Schnecken verhalten sich im Ausnahmefall umgekehrt.

Die häufig als Situs inversus bezeichnete einseitig verschiedene Ausbildung bzw. Verlagerung oder teilweise Rückbildung der Organe einer Seite, wie sie bei Würmern, Mollusken, Arthropoden und Vertebraten (Scherenverschiedenheit der zehnfüßigen Krebse, Augenverlagerung der Plattfische) zu finden ist, wird besser nicht mit den hier zu behandelnden Erscheinungen vereinigt.

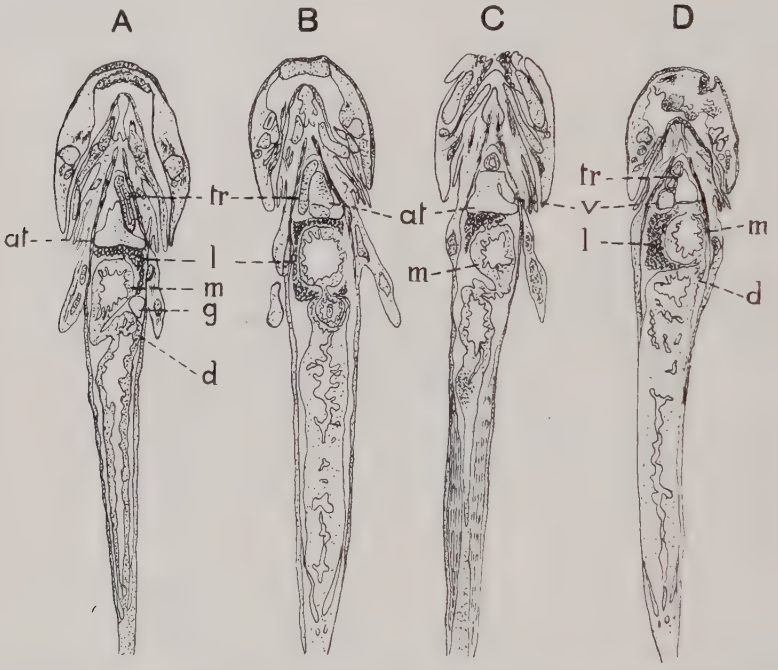


Fig. 292. *A — D* Frontalschnitte durch vier Tritonlarven mit verschiedenem Situs viscerum, vom Rücken gesehen; *at* Atrium, *d* Duodenum, *g* Gallenblase, *l* Leber, *m* Magen, *tr* Truncus arteriosus, *v* Ventrikel (nach O. Mangold)

Die gewöhnlich mit dem Namen Situs inversus belegten Erscheinungen betreffen hauptsächlich die inneren Organe, beim Menschen und bei den Wirbeltieren also die der Brust- und Bauchhöhle, wobei die Herzspitze nach rechts gerichtet ist und auch die Aorta rechts verläuft, der Magen rechts und die Leber links liegt. Die innere Lage wird auch für einen der beiden Komponenten menschlicher Doppelbildungen (Thoracopagen) angegeben; die Ursachen ihres Zustandekommens liegen jedoch im Dunkeln. Auf experimentellem Wege war es allerdings bis zu einem gewissen Grade möglich, bei Amphibienlarven Situs inversus hervorzurufen, indem am

Neurulastadium ein viereckiges Stück der Medularplatte mit dem darunter liegenden Urdarmdach herausgeschnitten und in umgekehrter Richtung wieder eingefügt wurde (H. Spemann, K. Pressler).

Bei dieser Sachlage erschien es von Interesse, daß Spemann bei seinen auf das Hervorbringen von Zwillingen und Doppelbildungen gerichteten Versuchen an Molchen eine große Zahl von Tieren mit inverser Lage der inneren Organe erhielt. Zwar kommt diese auch sonst vor und O. Mangold fand unter 873 untersuchten Tritonlarven 17 inverse, die allerdings nicht alle eine ausgesprochene Inversion aufwiesen, sondern sie zum Teil nur unvollkommen zeigten, so daß verschiedentliche Übergänge von dem normalen bis zum inversen Verhalten festzustellen waren (Fig. 292 *A*—*D*). Während beim normalen Situs die Leber mit der Gallenblase, ebenso Ventrikel und Truncus arteriosus rechts, Magen und Duodenum aber links liegen (Fig. 292 *A*), nehmen sie beim Situs inversus die dazu ungefähr spiegelbildlich symmetrische Lage ein, nämlich Magen und Duodenum rechts, Leber, Ventrikel und Truncus arteriosus links (Fig. 292 *D*).

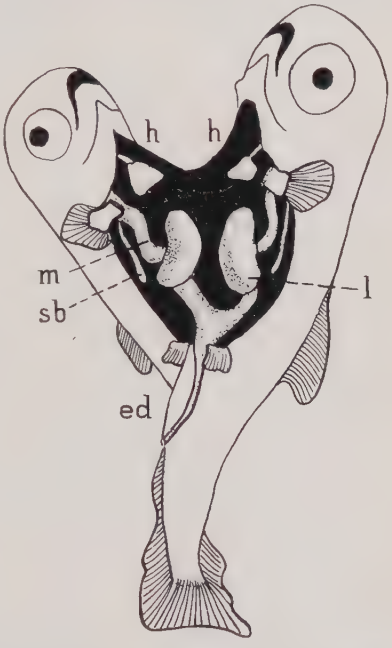


Fig. 293. Forellenembryo (*Salmo fario*), Doppelbildung mit Situs inversus des rechten Komponenten, *ed* Enddarm, *h* Herz, *l* Leber, *m* Magen, *sb* Schwimmblase (nach F. H. Swett)

Bei den Doppel- und Zwillingsbildungen, welche auf die früher (S. 450) angegebene Weise durch mediane Einschnürung oder Durchschnürung jüngster Entwicklungsstadien von Triton erzeugt wurden, erwies sich das linke Vorderende bzw. der linke Zwilling hinsichtlich der Lage der inneren Organe stets normal, während der rechte Zwilling nicht selten einen mehr oder weniger ausgeprägten Situs inversus zeigte (Fig. 277 S. 449). Von den 30 erhaltenen Zwillingsembryonen war etwa die Hälfte mit Situs inversus behaftet, die andere Hälfte (sowohl der rechten wie linken Zwillinge) wies dagegen die normale Lagerung der Organe auf (Spemann und Falkenberg 1919).

Im ganzen ähnlich wie bei den experimentell erzielten Doppelembryonen der Molche liegen die Verhältnisse bei den auf natürliche Weise entstandenen Doppelbildungen der Forelle (Morrill 1919, Swett 1921). Die umgekehrte Lagerung der Organe kann zwar eintreten, braucht aber nicht vorhanden zu sein. Im ersteren Fall überwiegt wie bei den Tritonen das Vorkommen der Inversion beim rechten Komponenten (Fig. 293), doch wurden im Gegensatz zu dem Verhalten der Molche auch einige Doppeltiere mit inverser Lage der Organe beim rechten Komponenten gefunden, so daß eine maßgebende Regel in dieser Beziehung nicht zu bestehen scheint (Swett).

Zwar sind die Zwillinge und Doppelbildungen auf experimentellem Wege hervorzurufen, ob sie invers oder normal werden, hängt aber vom Zufall oder wahrscheinlich von der zunächst unkontrollierbaren Ausführung der Operation ab, je nachdem etwa dem einen oder dem andern Komponenten gewisse Teile belassen oder ihm genommen wurden. In diesem Sinn versuchte ebenfalls unter Spemanns Leitung H. Wilhelmi der Lösung des Problems näher zu kommen, indem sie an einer bestimmten Stelle des Keimes im Gastrulastadium eine kleine Partie entfernte und dadurch den Situs inversus der entsprechenden Seite erzielte. Im Experiment läßt sich dieser also durch Anbringen eines Defektes herbeiführen, durch den der Keim in bestimmter Weise beeinflußt wird, welches Verhalten immerhin ein gewisses wenn auch noch unsicheres Licht auf die Entstehung der eigenartigen Umbildung wirft.

ε) Doppel- und Mehrfachbildungen am Körperstamm der Coelenteraten und an den Antimeren der Echinodermen

An den Polypen der Hydrozoen und Scyphozoen lassen sich Doppelbildungen des Vorderendes durch dessen Spaltung auf sehr einfache Weise herbeiführen. Indem sich bei *Hydra* die Wunde schließt, die fehlenden Teile ergänzt werden und neue Tentakel hervorknospen, kommt es zur Bildung eines zweiköpfigen Tieres (Fig. 294). Beide Köpfe üben bald die ihnen zukommende Tätigkeit

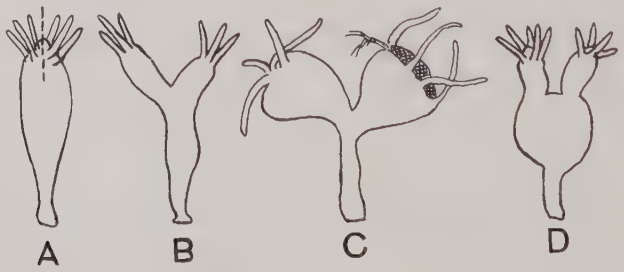


Fig. 294. *A—D* Durch einen Längsschnitt in der angedeuteten Richtung (*A*) am Vorderende gespaltene *Hydra* (*B*), deren beide Köpfe je eine *Daphnia* gefangen (*C*) und sie heruntergeschluckt haben (*D*) (nach W. Goetsch)

aus; sie fangen umfangreiche Beutetiere, die sie hinunterschlucken und die dann in dem dadurch stark aufgetriebenen Körper verdaut werden (Fig. 294 *C* und *D*).

Doppelköpfige Polypen können auch durch Abschneiden des Vorderendes entstehen, wenn dabei absichtlich oder unabsichtlich zwei Regenerationsflächen geschaffen werden. Durch Einschneiden unterhalb des Köpfchens läßt sich ein zweites hervorrufen oder es bilden sich infolge besonderer Gestaltung der Schnittfläche an dieser zwei neue Köpfchen, so daß man ein dreiköpfiges Tier vor sich hat (Fig. 295 *A*), dessen Köpfe allerdings nicht direkt nebeneinander stehen, doch läßt sich auch das erreichen. Derartige Gebilde werden gelegentlich im Freien gefunden und sind gewiß die Folge von Verletzungen, die durch Angriffe feindlicher Tiere oder sonst irgendwie an der betreffenden Stelle entstanden (Fig. 295 *B*).

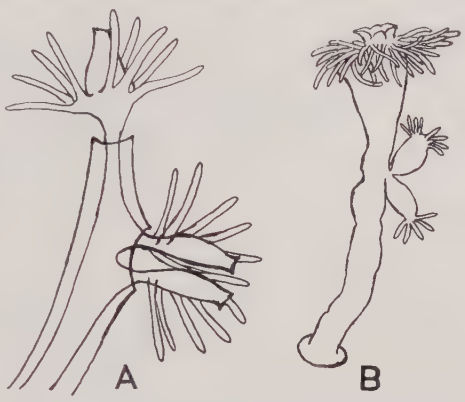


Fig. 295. *A Tubularia mesembryanthemum* mit Bildung zweier neuen Köpfchen nach Einschnitt unterhalb des Vorderendes, *B Lucernaria quadricornis* im Freien gefunden, mit zwei neuen Köpfchen oberhalb der Körpermitte (nach Hadzi und Carlgren aus Przibram 1921)

Wenn das neuentstandene Köpfchen von dem alten noch weiter entfernt liegt und nach hinten gerichtet ist, erweckt es den Eindruck einer heteromorphen Bildung, wie doppelköpfige Tiere durch Ausbildung eines Kopfes an dem abgetrennten Hinterende als typische Heteromorphosen bei

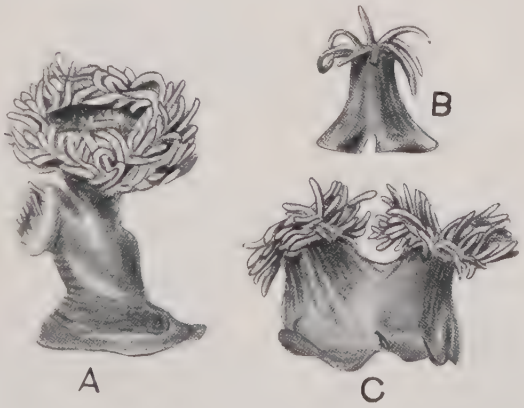


Fig. 296. *A* und *C Metridium dianthus*, *C Sagartia viduata*, *A* nach seitlichem Einschnitt, *B* nach tiefem Einschnitt regeneriertes Lazerationsstück, *C* Naturfund (nach Carlgren)

den Polypen zu erzielen und erst später eingehender zu behandeln sind (Kap. 17 S. 512ff.).

Durch Spaltung des aboralen Poles der Polypen lassen sich Tiere mit doppeltem Hinterende hervorrufen. Solche wurden auch durch tiefes keilförmiges Einschneiden an Lazerationsstückchen von Aktinien erzielt (Fig. 296 *B*), wie die Aktinien überhaupt zu Doppelbildungen neigen (Fig. 296 *A* und *C*).

Doppel- und Mehrfachbildungen von Aktinien sind sowohl künstlich hergestellt wie frei in der Natur gefunden worden, ersteres bei Anwendung besonderer Schnittrichtungen unter Berücksichtigung der Richtungssepten und der übrigen Septenverteilung (O. Carlgren), wodurch gewisse Bedingungen hervorgerufen werden, welche die Entstehung von Doppelbildungen begünstigen. Seitliches Einschneiden unterhalb des Tentakelkranzes hat auch hier die Bildung eines neuen Köpfchens an der Schnittfläche zur Folge (Fig. 296*A*). Bei den auf natürlichem Wege entstandenen, im Freien aufgefundenen Doppelbildungen (Fig. 296 *C*) muß es dahingestellt bleiben, auf welche Weise sie zustande kamen. Zum Teil dürften sie infolge von Verletzungen entstanden sein, wie in dem vorher besprochenen Fall der Lucernaria (Fig. 295*B*), doch ist auch an Teilungszustände d. h. an die bei den Aktinien auftretende eigenartige Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu denken. Diese Längsteilungen nehmen auffallend lange Zeit in Anspruch. Sie können sowohl vom Mundfeld, wie von der Fußscheibe her erfolgen, so daß zeitweise Tiere mit zwei Tentakelkränzen oder zwei Fußscheiben vorhanden sind, die ganz wie Doppelbildungen erscheinen. Es wird aber ausdrücklich in Abrede gestellt, daß es sich bei den eigentlichen Doppelbildungen um Teilungszustände handelt.

Sogar Verschmelzung zweier nebeneinander befindlicher, vorher angeschnittener Tiere zu Doppelindividuen wurde bei den mit Aktinien vorgenommenen Regenerationsversuchen von Carlgren erzielt. Eine eingehende Behandlung der Möglichkeiten, die zur Bildung von Doppeltieren bei den Aktinien führen können, wird unter Berücksichtigung der ziemlich umfangreichen Literatur auf Grund eigener Untersuchungen von B. Hausding gegeben.

Wenn Doppelbildungen bei den Stachelhäutern vorkommen, handelt es sich in der Hauptsache um Verdoppelung an den Antimeren. Haar- und Seesterne mit gegabelten Armen sind mehrfach beschrieben worden (H. Ludwig 1899, H. Przibram 1909 und 1921). Diese im Freien gefundenen Seesterne und diejenigen mit mehr als fünf Armen sind vermutlich auf Verlust eines oder einiger Arme zurückzuführen, indem durch Hervorsprossen mehrerer Regenerationskegel aus der Wunde am Armstumpf oder an der Armbasis der betreffende Arm zwei- oder mehrfach ersetzt wird (Fig. 297). Solche Haar- und Seesterne mit gespaltenen oder überzähligen Armen wurden bei Regenerationsversuchen zufällig oder durch geeignete Schnittführung erhalten (Przibram, Schapiro). Wenn an dem Arm-

stumpf einer fünfarmigen *Linckia* vier Armknospen auftreten und dadurch ein Gebilde zustande kommt, das beinahe einem vollständigen kleinen Seestern gleicht (P. und F. Sarasin Fig. 297 *C*), so dürfte dieses Verhalten mehr auf das Gebiet der Heteromorphose zu verweisen sein (Kap. 17).

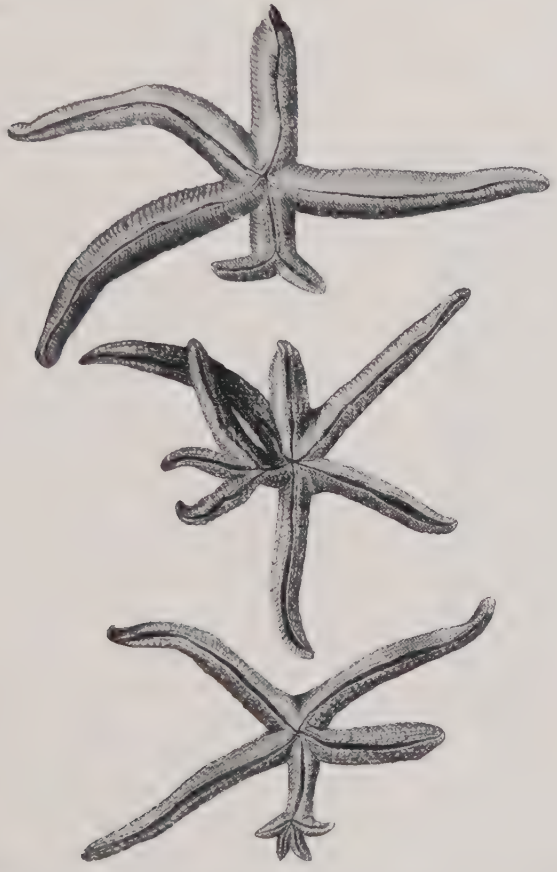


Fig. 297. *Linckia multifora* mit zwei-, drei- und vierfach gegabeltem Arm, Naturfunde (nach P. und F. Sarasin)

Sehr auffallend ist die von H. Ludwig beschriebene Doppelbildung einer Seewalze (*Cucumaria planci*), die hinter dem gewöhnlichen Tentakelkranz etwas vor der Körpermitte an der linken Seite einen zweiten Tentakelkranz mit Zubehör (Kalkring, Ambulakren, Muskulatur usw.) trägt (Fig. 298). Allerdings ist diese Ausstattung nicht vollständig; besonders fehlen Mund und Vorderdarm, so daß

es sich trotz des äußeren Anscheins nicht um eine richtige Wiederholung des ganzen Vorderendes handelt. Ludwig hält das eigentümliche Gebilde deshalb auch nicht für embryogener Natur, sondern möchte eher glauben, daß es wie manche andere derartige Bildung als Folge einer Verletzung entstanden ist.

Andererseits kommen gerade auch bei den Holothurien Abnormitäten vor, die sicher bei der Entwicklung, also in der Embryonal- oder Larvenzeit angelegt wurden, wie das Auftreten eines überzähligen (sechsten) Antimers (Ambulacrums), das ebenfalls von H. Ludwig bei derselben Holothurienart beobachtet wurde. Wurden doch die Versuche zur Erzeugung von Zwillingen und Doppelbildungen zuerst mit Erfolg an den frühesten Entwicklungsstadien der Echinodermeneier vorgenommen (H. Driesch 1892). Wie schon vorher erwähnt wurde, gelang es durch physiologische Isolierung der Furchungszellen oder andersartige Einflüsse auch in späteren Entwicklungszuständen Doppel- und Mehrfachbildungen einzelner Körperteile, z. B. des Urdarms, wie auch des Hydrocöls und der Enterocoelien zu erzielen (H. Newman 1921). Auf die Möglichkeit, daß bei weiterer Entwicklung dieser Larven, beim Überstehen der Metamorphose und dem Übergang in das ausgebildete Tier die Verdoppelung mehr oder weniger umfangreicher Körperteile auch an diesem zur Folge haben dürfte, wurde ebenfalls schon früher hingewiesen (S. 462).

Fig. 298. *Cucumaria planci* mit einem zweiten seitlich angebrachten Tentakelkranz, Naturfund (nach H. Ludwig)

Entwicklungsphysiologische Versuche wurden mit Vorliebe an den Eiern der Seeigel und Seesterne angestellt, so auch die vorerwähnten auf die Erzielung von Doppelbildungen gerichteten. Ähnliche Einflüsse wie die durch das Experiment gesetzten vermögen auch auf natürlichem Wege Doppelbildungen an Echinodermenlarven hervorzurufen, die dann gelegentlich im Freien gefangen oder nach dem Ausführen künstlicher Befruchtung (oder sonstige Beeinflussung) gefunden werden. Solche Doppelbildungen von Holothurienlarven sah Ludwig z. B. bei seinen an *Cucumaria planci* ausgeführten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, was deshalb erwähnt wird, weil bei Seewalzen auch von Verwachsungen zweier Tiere die Rede ist.

Man fand Doppelbildungen von Holothurien, die aus zwei so gut wie vollständigen Tieren bestanden. Die eine (*Cucumaria*

[Pseudocucumis] aciculа) zeigte beide Individuen entgegengesetzt gerichtet in allen Teilen gut ausgebildet und nur auf eine kurze Strecke unweit des Hinterendes miteinander verbunden. Die Vereinigung betrifft in der Hauptsache die Körperdecke, jedoch stehen die Leibeshöhlen beider Tiere durch eine allerdings nur recht enge Öffnung miteinander in Verbindung (H. Ludwig). Das ist also eine Zwillings- bzw. Doppelbildung, die mit den vorher von anderen Tieren, besonders von den Vertebraten beschriebenen, große Übereinstimmung zeigt und wie diese auf embryogenem Wege entstanden sein dürfte.

Dagegen wird von anderen solchen Doppeltieren der Seewalze *Thyone gibber*, die anscheinend nur durch die Haut, ohne Kommunikation der Leibeshöhlen, verbunden sind, ausdrücklich angegeben, daß sie durch Zusammenwachsen entstanden seien. Erklärt wird dieses sonderbare und von vornherein nicht besonders wahrscheinliche Verhalten dadurch, daß die Tiere eng nebeneinander sitzend sich mit den Füßchen dicht verknäulen, was zunächst zu deren Verwachsen und dann zum Verschmelzen der Haut führen soll (nach Th. Mortensen bzw. E. Deichmann 1922).

Viele der hier besprochenen Doppel- und Mehrfachbildungen sind embryonaler Entstehung und haben insofern mit Regeneration eigentlich nichts zu tun. Daß manche der embryonal auftretenden Doppelbildungen dennoch im Verdacht regenerativer Genese stehen, mußte schon vorher erwähnt werden. Bei den meisten von ihnen dürften jedoch andere Entstehungsursachen in Betracht kommen und zwar solche, die denen vergleichbar sind, welche zur Entstehung der auf experimentellem Wege erzielten Mißbildungen führten. Störungen des Zusammenhangs der Teile und ihrer Beziehungen zu einander, Isolierung der betreffenden Teile und die damit im Zusammenhang stehende Sonderentwicklung können wie beim Experimentieren mit Embryonalstadien zu Doppel- und Mehrfachbildungen führen. E. Witschi (1920 und 1922) erzielte solche mit überreifen und bei maximaler Temperatur gehaltenen Froscheiern. Nach seiner Auffassung handelt es sich dabei um eine aus einem Teil des Keimes oder Keimbezirkes erfolgende (merogenetische) Entwicklung.

Vielfach sind die embryonalen Mehrfachbildungen von großer Übereinstimmung mit den auf regenerativem Wege entstandenen und erscheinen überdies recht geeignet, deren Verständnis zu fördern, so daß sie bei dieser Darstellung nicht übergangen werden durften.

Zusammen mit den anderen ist ihnen deshalb ein etwas weiterer Raum gewidmet worden, als dies sonst in diesem Buch bei den dem eigentlichen Gegenstand ferner liegenden Fragen geschah. Das gleiche gilt für die bildliche Erläuterung, die schon aus dem Grund etwas eingehender sein mußte, weil gerade diese Erscheinungen ohne sie kaum verständlich sind und jedenfalls des für den Vergleich mit den regenerativen Gebilden nötigen Eindrucks entbehren. Wie schon vorher wiederholt bemerkt wurde, stellt das hier Gebotene von der unendlichen Fülle der bekannt gewordenen Doppel- und Mehrfachbildungen nur einen verschwindend geringen Teil dar; wegen des weiteren umfangreichen Materials wurde daher bereits mehrfach auf die Einzelarbeiten und zusammenfassenden Darstellungen verwiesen.

16. Kapitel

Atypische Regeneration

Abweichend gestaltete an Stelle normaler Gebilde Homöosis

Als atypische Regeneration lernten wir im vorhergehenden Kapitel jene Erscheinungen kennen, bei denen die durch Regeneration neu entstandenen Teile mit den früher vorhanden gewesenen nicht übereinstimmen, sondern sich durch Fehlen oder Überschußbildung gewisser Bestandteile von ihnen unterscheiden. Die mangelnde Übereinstimmung der neu gebildeten mit den alten Teilen gilt aber auch für eine Reihe anderer Erscheinungen, die somit ebenfalls „atypisch", von jenen jedoch so verschieden sind, daß sie notwendigerweise für sich behandelt werden müssen. Eine diese Mißbildungen kennzeichnende Verschiedenheit besteht darin, daß nicht wie bei den Defekt- und Mehrfachbildungen der betreffende Körperteil vorhanden und nur mangelhaft oder überschüssig ausgebildet ist, sondern daß er fehlt und durch eine andersartige Bildung ersetzt wird.

Die auffallendsten dieser Erscheinungen sind ohne Frage diejenigen, bei denen die Neubildungen nicht mit der Polarität des Körpers übereinstimmen, sei es, daß sie ihr entgegengesetzt sind oder doch in irgend einer Weise von ihr abweichen. Auf diese Art atypischer Bildungen wird mit Vorliebe der Name „Heteromorphosen" angewandt, obwohl die Bezeichnung in erweitertem Sinn auch für die Erscheinungen gebraucht wird, bei denen die Polarität weiter nicht in Frage kommt, sondern an die Stelle der gewöhnlichen Körperteile ungewöhnliche, d. h. solche Gebilde treten, die normaler Weise anderen Regionen angehören. Obwohl in beiden Fällen abweichend geformte Gebilde den Platz der normalen einnehmen, die Bezeichnung Heteromorphosen also für beide zutrifft, sind sie dennoch recht verschiedenartiger Natur, weshalb es sich empfiehlt, für die zweitgenannten den von Bateson (1894) ge-

brauchten Namen „Homöosis“ zu verwenden, wie es teilweise, aber nicht durchgehends geschieht (Wheeler 1896, C. Herbst 1896—1916, Przibram 1910—20, Barfurth 1916, Cuénot 1921, L. Brecher 1924).

Homöosis ist eine Erscheinung, die von den genannten und einigen anderen noch zu erwähnenden Autoren in der Hauptsache bei den Gliedertieren beobachtet wurde. Häufig handelt es sich dabei um den Ersatz einer Extremität durch eine andere, etwa um denjenigen eines Insektenvorderbeins durch ein Mittelbein oder der Antenne durch einen Fuß. Es kann aber auch ein Hinterflügel durch einen Vorderflügel ersetzt werden oder an die Stelle des Auges tritt sogar eine Antenne, wie wir aus Herbsts bekannten Versuchen an höheren Krebsen wissen. Alles dies sind sehr eigenartige und schwer zu deutende Erscheinungen, die nicht ganz mit einander harmonieren, so daß die Gesetzmäßigkeit, die man für sie aufzustellen suchte, nicht recht durchführbar erscheint. Andere noch merkwürdigere Vorkommnisse gesellen sich hinzu, die sich einer bestimmten Regelmäßigkeit noch weniger einfügen.

Für die Körperanhänge der Arthropoden glaubte man die Regel aufstellen zu können, daß bei ihnen differenziertere Gebilde durch weniger differenzierte ersetzt werden (Ersatz, Substitution, Homöosis usw. nach Przibram). So gelten die vorderen Extremitäten in Übereinstimmung mit ihrem Auftreten in der Entwicklung als die höher, die hinteren als die weniger differenzierten. Dementsprechend werden Antennenglieder durch Fußglieder ersetzt, wie dies in der Tat zu den häufigeren Erscheinungen der Homöosis in verschiedenen Insektenordnungen gehört. Aber andererseits treten auch vordere Körperanhänge an weiter nach hinten gelegenen Segmenten auf, z. B. Fühler an Beinen oder Vorderflügel an Stelle von Hinterflügeln, wodurch jenes Prinzip durchbrochen ist. Über die verschiedenen Formen der Homöosis vermögen am besten einige besonders charakteristische Beispiele Auskunft zu geben.

Ein eigentümlicher Fall von Homöosis ist der, bei welchem das rechte Hinterbein eines Schmetterlings (*Cucullia chamomillae*, Kamilleneule) durch einen Haarpinsel vertreten ist, wie sie als Büschel steifer Haare am Hinterende dieser Schmetterlinge anzutreffen sind. Bei höheren (Dekapoden-)Krebsen findet man die männliche, gewöhnlich dem 5. Beinpaar angehörige Geschlechtsöffnung auch an der Basis des 4. Beinpaares, zwar eine Verlagerung der überzähligen Geschlechtsöffnung nach vorn, aber doch das Auftreten einer sonst an dieser Stelle nicht vorhandenen höheren Diffe-

renzierung. Andererseits können Epipodialanhänge der Krebse von vorn nach hinten an Stellen verlagert werden, wo sie sonst nicht vorhanden sind, so tritt bei *Hippolyte* der Epipodit außer am ersten auch am zweiten Thorakalbein auf (Przibram 1920). Bei einer Milbe, *Hygrobates albinus*, fand Sig Thor (1926) hinter dem gewöhnlichen Genitalfeld noch einen zweiten Genitalnapf von normaler Größe und Beschaffenheit, der als homöotische Bildung angesehen werden darf. Natürlich ist die Grenze zwischen homöotischen und bloßen Doppel- und Mehrfachbildungen nicht ganz leicht zu ziehen.

Die Verlegung weiter vorn gelegener Körperanhänge nach hinten zu wird auch sonst noch bei den Arthropoden beobachtet, z. B. kann bei den höheren Krebsen ein Schreitfuß durch einen Scherenfuß ersetzt sein, oder ein (thorakales) Schreitbein tritt an die Stelle eines (abdominalen) Schwimmfußes. So findet sich nach Bethes Beobachtung an dem sechsten sonst beinlosen Abdominalsegment eines Taschenkrebses (*Carcinus maenas*) an Stelle eines hier noch eher zu erwartenden abdominalen Schwimmfußes ein großes thorakales Schreitbein und zwar auffallenderweise mit den Symmetrieverhältnissen der entgegengesetzten Seite. Desgleichen ist eine Anzahl von Fällen bekannt geworden, bei welchen der Hinterflügel der Schmetterlinge (besonders Zygaenen) durch den Vorderflügel ersetzt war (Przibram 1910).

Die Verschiebung von hinten nach vorn pflegt sich bei den Arthropoden in der Weise zu äußern, daß etwa eine Antenne durch die Mandibel oder auch durch eine noch weiter nach hinten gelegene Extremität, durch einen Fuß ersetzt wird. Bei den Krebsen tritt an die Stelle eines Kieferfußes ein mit Schere bewaffnetes Thorakalbein oder sogar ein Schwimmbein des Hinterleibes, wie dieses auch am Thorax auftreten kann.

Die bekanntesten und experimentell geprüften Fälle von Homöosis sind außer dem Ersatz der Krebsaugen durch Fühler diejenigen, bei denen eine Reihe von Fühlergliedern durch ausgesprochene Fußglieder vertreten wird und auch funktionell die entsprechende Umwandlung eintritt. Diese Erscheinung ist an verschiedenen Insekten (Gradflüglern, Käfern und Hautflüglern) zu beobachten. Besonders geeignet hierfür erweisen sich die leicht in Menge zu züchtenden Stabheuschrecken (*Dixippus* [*Carausius*] *morosus*), wie auch die Fangheuschrecken (*Sphodromantis*) nach den von Schmidt-Jensen, Przibram, Cuénot und L. Brecher angestellten Versuchen dazu neigen.

In Zuchten von *Dixippus* ergeben sich solche Versuche dadurch von selbst, daß diese Tiere zum Kannibalismus neigen und infolgedessen mancherlei Verletzungen vorkommen, die teilweise zu Regenerationen führen. In einer solchen, bereits sehr geschwächten Zucht fand Schmidt-Jensen ein Tier, dessen eines Fühlerende Fußglieder mit Klauen trug, was ihn veranlaßte, diesen homöotischen Ersatz auf experimentellem Wege zu versuchen. In der Tat ergaben sich beim Abschneiden der Fühler in der Nähe der Basis außer normalen auch homöotisch regenerierte Fühler. Dieser zweierlei verschiedene Befund erklärt sich nach den von den obengenannten Verfassern vorgenommenen Versuchen auf folgende Weise.

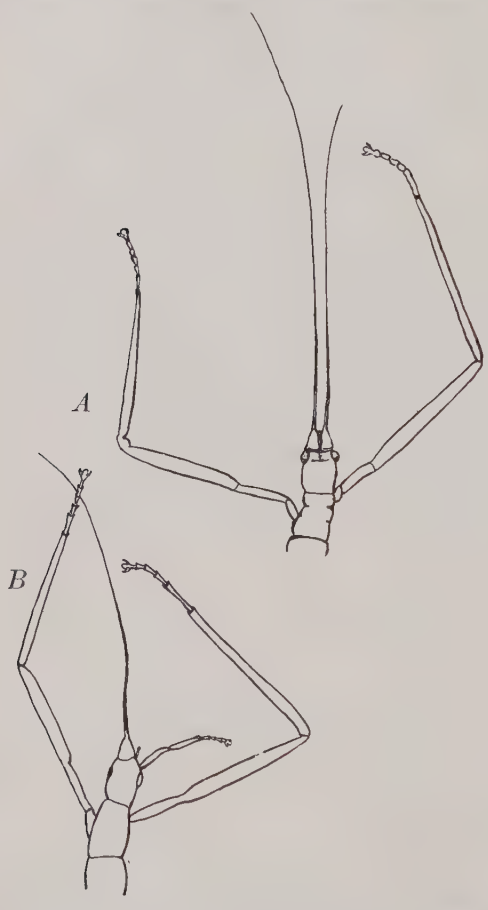


Fig. 299. *Dixippus morosus*, *Imago*. *A* Rechter Fühler am Tag des Ausschlüpfens in einem Geißelglied abgeschnitten, als Geißel (nur etwas kürzer wie gewöhnlich) regeneriert; *B* ebenso im Schaftglied amputiert, als atypische (Bein-) Bildung regeneriert (nach L. Brecher 1924)

Schon früher (Kap. 5 S. 152 u. Kap. 11 S. 328) war davon die Rede, daß wie andere Anhänge des Arthropodenkörpers besonders auch die Fühler sich hinsichtlich ihrer Regionen verschieden gegen die Regeneration verhalten. Im vorliegenden Fall zeigt sich dies in höchst auffallender Weise. Wie bei den Antennen anderer Arthropoden (Fig. 146 S. 211) läßt sich an den Fühlern der Stabheuschrecken ein Schaft von der Geißel unterscheiden. Ersterer besteht aus einem kräftigeren und kleineren Basalglied, an welches letztere

sich die aus zahlreichen gleichartigen Gliedern gebildete Geißel ansetzt (Fig. 299). Wird bei den jungen, erst unlängst aus dem Ei geschlüpften Larven von *Dixippus* der Fühler distalwärts vom Schaft abgeschnitten, so zeigt das von einem Geißelglied ausgehende Regenerat die Gestalt der Geißel; wird jedoch der Fühler am Schaft entfernt, so entsteht an Stelle der verlorenen Teile ein Gebilde von ausgesprochenem Beincharakter (Fig. 299). Nach Erreichen des Imaginalzustandes konnten dann alle Übergänge von einem noch ungegliederten Stück mit Endklauen bis zu einem vollständig ausgebildeten Bein beobachtet werden (Fig. 300). Dieses an Stelle der Antenne gebildete Bein besteht aus den beiden Basalgliedern des Fühlers, die nunmehr dem Hüftglied und Schenkelring (Coxa und Trochanter) entsprechen, woran sich Femur, Tibia und der mehrgliedrige Fuß mit den beiden Klauen anschließen (Cuénot, L. Brecher).

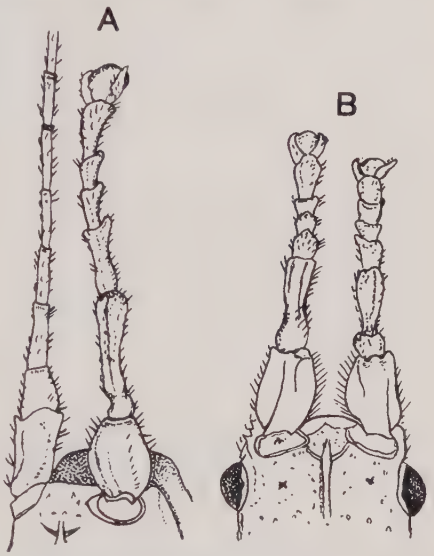


Fig. 300. *Dixippus morosus*, vorderer Kopfteil der Imago, *A* der abgeschnittene rechte Fühler als Bein regeneriert, *B* beide abgeschnittene Fühler als Beine regeneriert (nach Cuénot 1921)

Ähnliche Ergebnisse erzielte Przibram (1917 und 1919) bei den Fangheuschrecken, deren Fühler ebenfalls die beiden Schaftglieder und die Geißel aufweisen, so daß ein entsprechendes Verhalten dieser Antennenteile nahe liegt. Tatsächlich ergibt sich bei Amputation innerhalb des Geißelabschnittes wieder eine Geißel. Auch die an älteren Larven oder Nymphen vorgenommene Fühlerentfernung führte bei den Mantiden noch zur Bildung eines Fußes, dessen Krümmung die Deutung als Fangbein zuläßt (Fig. 301).

Der Ersatz von Fühlergliedern durch andere Extremitäten, besonders durch solche von Beincharakter ist sicher weiter verbreitet und wird sich gewiß noch mehr auf experimentellem Wege feststellen lassen. Eine Anzahl solcher Fälle vom Auftreten der Fußglieder an den Antennen hat Przibram (1919) für die Käfer mitgeteilt, wenn es sich dabei allerdings nicht um eine so klare Aus-

prägung der Ersatzextremität handelt, wie dies bei den vorher besprochenen Orthopteren der Fall war.

Das am längsten bekannte, auch von Bateson und Weismann behandelte, später von Przibram experimentell geprüfte Beispiel für

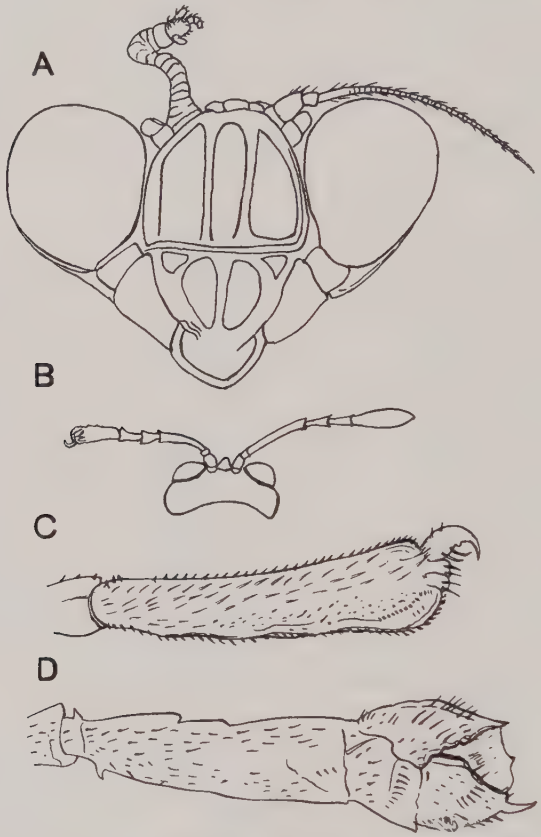


Fig. 301. *A* Kopf von *Sphodromantis bioculata*, der im Schaft abgeschnittene Fühler als Vorderbein regeneriert; *B—D Cimbex axillaris*, *B* Kopf mit krallentragenden linken Fühlern nach dessen Einstechen und Absengen, *C* derselbe linke Fühler, *D* das mit zwei Krallen versehene Fühlerende nach Regeneration infolge Einstechens und Absengens (nach Przibram 1919)

Homöosis bei Insekten ist das der Blattwespen, die sich am distalen Ende der Fühler durch das Auftreten von Krallen zu erkennen gibt. Um den vermutlich wie bei den Käfern auf Regeneration beruhenden Naturfund auf künstliche Weise zu erzielen, brachte Przibram (1919) am Fühler verpuppungsreifer Larven der Blattwespe *Cimbex axillaris* Verletzungen mittels glühender Nadel und Ein-

stich an. Es ergab sich, daß beim Absengen des Fühlers ohne Einstich, d. h. also bei minder tiefgehender Verletzung an Stelle des geschädigten Teiles wieder ein Fühler von gewöhnlicher Beschaffenheit trat. Bei tiefer eingreifender Verletzung hingegen, beim Anstechen mit oder ohne Verbrennung des Fühlers erfolgt an dessen Endkeule die Bildung von Fußklauen (Fig. 301). Das Auftreten von ein oder zwei Krallen, des Sohlenkissens und der für den Fuß charakteristischen Behaarung läßt an der Ausbildung eines solchen am Fühlerende nicht zweifeln.

Bei derartigen atypischen Bildungen, besonders bei denjenigen, die sich einigermaßen in die Gesamtorganisation einfügen, drängt sich die Frage auf, ob und wie sie etwa funktionelle Verwendung finden. Man könnte sich denken, daß ein mit Krallen versehener Fühler anstatt wie gewöhnlich als Sinnesapparat zu dienen, auch zum Greifen verwendet würde. Tatsächlich soll der zum Fuß umgewandelte Fühler von *Dixippus* Greifbewegungen ausführen, freilich sind die von L. Brecher darüber gemachten Beobachtungen nur spärlich und im ganzen ließen die auf Reizwirkungen angestellten Versuche an den atypischen Gebilden eine, wenn auch schwächere, Reaktion im Sinn des vorherigen normalen Organs erkennen (C. Herbst, Przibram, Brecher).

Gegenüber den „Ersatzbildungen“ (S. 474) hat man auch von „Zusatz-Gebilden“ gesprochen, welche Erscheinungen als adventive Homöosis oder Heterotypie bezeichnet wurden. Es muß aber bemerkt werden, daß die betreffenden Erscheinungen nicht ganz leicht auseinanderzuhalten sind, weil Übergänge zwischen ihnen vorkommen und sie recht verschieden aufgefaßt werden. Dementsprechend wechselt die Einordnung unter die verschiedenen Rubriken bei den einzelnen Autoren. Zusatzbildungen sollte man am besten die nennen, bei denen nicht Teile durch andersgestaltete ersetzt werden, sondern zu den vorhandenen andere hinzukommen. Dann würde das vorher erwähnte Auftreten der Geschlechtsöffnungen und Epipoditen der Krebse an Gliedmaßen, denen sie sonst nicht zukommen, hierher zu rechnen sein.

Als typisches Beispiel einer derartigen Form der Homöosis der Arthropoden ist das schon vor langen Jahren von Wheeler (1896) beschriebene Auftreten eines Fühlers am Hüftglied des rechten Vorderbeines einer Mücke (*Dilophus tibialis*, Fig. 302) anzusehen. Derartige Vorkommnisse, so auch das Auftreten eines Thorakalbeines am Hinter-

leib der Krebse, hat man durch „Autotransplantation“ zu erklären gesucht. Infolge enger Berührung der betreffenden Körperteile in der Embryonalentwicklung, sowie infolge der durch Reibung oder irgendwie hervorgerufene Verletzung wurde nicht nur ein Verschmelzen, sondern auch ein teilweises Ablösen jenes Anhangs herbeigeführt, der dadurch aus seiner ursprünglichen in eine andere Verbindung und Stellung gelangte. Infolge der innerhalb der Eihüllen nicht selten notwendigen Einkrümmung der Embryonen, welche die Annäherung der Körperregionen aneinander mit sich bringt, bei den höheren Krebsen z. B. diejenige des Abdomens an den Cephalothorax, ist ein solcher Vorgang immerhin möglich.

Fig. 302. Das rechte Vorderbein von *Dilophus tibialis* mit der an der Vorderkante des Hüftglieds angesetzten Antenne (nach W. M. Wheeler)

Der als dritte Gruppe dieser Erscheinungen von den beiden anderen unterschiedene Versatz, die sog. Translantation oder Heterophorie ist nach den bisher dafür vorgebrachten Beispielen und ihren Erläuterungen nur mit einem gewissen Zwang von jenen abzutrennen, da auch bei ihnen hauptsächlich Verlagerungen von Körperanhängen an Stellen, wohin sie nicht gehören, eine Rolle spielen.

Daß Homöosis in Verbindung mit Regeneration entsteht, ist durch die an Krebsen und Insekten ausgeführten Versuche erwiesen. Ihr Auftreten bei den sich selbst verletzenden Stabheuschrecken spricht dafür, daß ihr auch unter natürlichen Bedingungen die gleichen Ursachen zugrunde liegen (vgl. S. 476). Wie die Ausführungen des vorhergehenden Kapitels zeigen, besteht jedoch auch

die Möglichkeit, daß anormale Vorgänge in der Embryonalentwicklung, besonders Verlagerungen früher Anlagen eine Rolle spielen. Dadurch ist das Auftreten von Bildungen an Orten, an die sie nicht gehören, durchaus erklärlich, wie wir zumal aus dem Verhalten der Wirbeltiere bis hinauf zum Menschen wissen. Solche Mißbildungen, die in ihrer Verteilung am Körper an die von den Arthropoden besprochenen Verhältnisse erinnern, hat man wohl auch unter die Erscheinungen der Homöosis gerechnet, wie etwa die überzähligen Ohrmuscheln, die beim Menschen und bei Wiederkäuern gelegentlich unter der normalen Ohrmuschel auftreten (Przibram 1920).

Wie Bateson die Mißbildungen unter dem Gesichtswinkel der natürlichen Variation behandelte, neigt auch Cuénot (1921) dazu, die von ihm selbst beobachteten und experimentell hervorgerufenen homöotischen Erscheinungen als „Mutationen" anzusehen. Deshalb sollten solche Tiere, an denen Homöosis zu beobachten ist, weiter gezüchtet werden, um nach schon vorhandenen Keimplasmadifferenzierungen zu fahnden. L. Brecher hatte diesen Gesichtspunkt bei ihren Untersuchungen besonders im Auge, konnte ihn jedoch nicht bestätigt finden Die vermeintlichen Mutationen hätten sich dann ungewöhnlich häufig gezeigt und zwar an einem genetisch sicher sehr verschiedenen Material, das von mehreren Forschern unabhängig voneinander in recht weit entfernten Ländern benutzt wurde. Bei genauerer Prüfung erwies sich stets, daß es der Unterschied zwischen Schaftgliedern und Geißel war, der Homöosis herbeiführte und daß diese nicht bei Verletzung irgendwo am Fühler entstand, wie es beim Hinneigen zur Mutation eher zu erwarten wäre. Überdies verhalten sich verwandte, aber immerhin weiter abstehende Formen wie die Fangheuschrecken in ganz übereinstimmender Weise.

Wenn an die Stelle eines Körperanhangs ein anderer tritt liegt es nahe, den Einfluß der in Frage kommenden Partien des Nervensystems dafür verantwortlich zu machen, wie dies auch von den verschiedensten Seiten geschah (C. Herbst 1895—1917, Przibram 1910—1919). Bildet sich z. B. anstatt der Antenne eine Mandibel, so könnte der Einfluß des Ganglions in dem benachbarten Körpersegment dafür maßgebend sein. Diese Annahme verliert an Wahrscheinlichkeit je entfernter das Segment des neugebildeten von dem des ersetzten Anhangs liegt. Tritt z. B. ein Fuß an der Antenne eines Insekts auf, so liegen zwischen den beiden beteiligten Segmenten noch mehrere andere und wie der Einfluß ausgeübt werden soll, ist schwer vorzustellen, wenn dieselbe Nervenverbindung nicht besteht. Überdies läge die Beeinflussung durch das Ganglion der Gegenseite noch näher, da es sich meistens um den Verlust und Ersatz des Anhangs nur der einen Seite handelt. Erfolgt die

Bildung des andersartigen Gliedes gar nur an der Spitze der alten Gliedmaße, so kann ein anderer Nerveneinfluß als derjenige der letzteren nicht in Frage kommen. Auf die hiermit im Zusammenhang stehenden Bildungsvorgänge wie auf die Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration im allgemeinen soll erst später eingegangen werden (Kap. 22), doch war die Frage schon hier aufzuwerfen, weil sie bei dem von C. Herbst (1895) entdeckten höchst merkwürdigen und daher Aufsehen erregenden Ersatz des Crustaceen-Auges durch die erste Antenne eine gewisse Rolle zu spielen schien.

Augenersatz durch Fühler. Entfernte Herbst bei einem *Palinurus*, *Palaemon* oder bei einem anderen zehnfüßigen

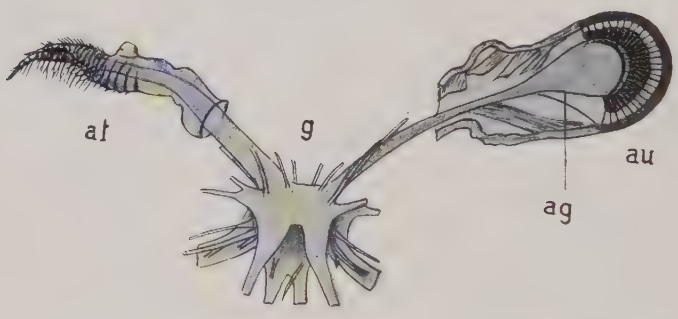


Fig. 303. Ersatz des mit dem Augenganglion (*ag*) abgeschnittenen linken Auges (*au*) durch eine Antennula (*at*) bei *Palinurus vulgaris*; Gehirn (*g*), von dem der Sehnerv nach dem Auge (*au*) und der regenerierten Antenne (*at*) geht (nach C. Herbst 1899)

Krebs eines der beiden Stielaugen, so wurde es ungefähr in einer, dem normalen Zustand entsprechenden Weise durch Neubildung des Auges ersetzt. Geschah die Entfernung des Auges jedoch mit dem Stiel und dem in ihm liegenden Sehganglion, so entstand auffallender Weise an Stelle des Auges ein als Antenne anzusprechendes Gebilde (Fig. 303).

Zu denselben Ergebnissen führten die von M. Steele an *Eupagurus* und *Crangon* angestellten Versuche, d. h. Regeneration des Auges beim Stehenlassen des Sehganglions und Antennenbildung bei dessen Entfernen, während letztere allerdings bei *Palaemonetes* nie erfolgt.

Von besonderem Interesse sind die Ergebnisse von Giesbrecht an recht andersartigen Objekten, nämlich an Stomatopoden angestellten Versuchen, durch welche Herbsts Befunde ebenfalls bestätigt wurden, d. h. Ersatz des Auges durch eine Antennula, wenn

es mit dem im Stiel liegenden Sehganglion entfernt wurde. Bemerkenswert ist außerdem der von ihm beschriebene Naturfund einer *Squilla pallida* mit demselben Verhalten (Fig. 304).

Bei denjenigen Krebsen, deren Augenganglion nicht im Augenstiel, sondern im Kopf dem Gehirn dicht anliegt, wie bei manchen Krabben z. B. *Porcellana*, entsteht nach dem Abschneiden des Augenstiels stets wieder ein Auge und niemals eine Antenne. Da das Ganglion opticum auch beim Verlust des ganzen Augenstiels nicht mit entfernt wird, so verhalten sich diese Krabben so wie die Krebse mit langstieligen Augen, bei denen das Auge oberhalb des Ganglions abgeschnitten wurde.

Ansätze zu fühlerartigen Bildungen in Form von Höckern und Zapfen, die mit Haaren besetzt sind und einen einigermaßen tasterähnlichen Eindruck machen, traten nach Wegnahme der Augen auch bei den Larven von *Tenebrio* und *Stylopia* auf (Janda, Krizenecky), sind aber mit den weit vollkommener ausgebildeten Ersatzfühlern der Dekapoden nur entfernt zu vergleichen.

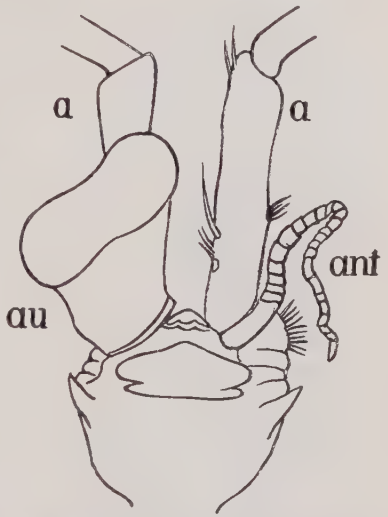


Fig. 304. Vorderkopf in Dorsalansicht einer *Squilla pallida* (♂) mit Antennula-ähnlichem Anhang (*ant*) an Stelle des rechten Auges; *au* linkes Auge, *a* die nach vorn gerichteten Antennen (nach Giesbrecht)

Vollständig entsprechen die an Stelle der Augen auftretenden Antennulae der Dekapoden den normalen ersten Antennen zwar nicht, wie es bei ihrer ungewöhnlichen Stellung am Kopf nicht auffällig und auch bei normaler Regeneration häufig zu beobachten ist, daß die neugebildeten von den früher vorhanden gewesenen in mancher Hinsicht abweichen. So sind die basalen Glieder nicht vorschriftsmäßig entwickelt und ein Protopodit fehlt fast immer, oder ist höchstens andeutungsweise vorhanden. Dementsprechend wie auch infolge der andersartigen Nervenverbindung mit dem Zentralorgan wird ein Funktionieren im Sinne der ersten Antenne von vornherein nicht zu erwarten sein. Zum Teil werden neue Nervenbahnen hergestellt, zum Teil verbreiten sich jedoch die neuen Nervenfaserzüge auf den alten Opticusbahnen, weshalb es erklärlich ist, daß durch Reizen der homöotischen Antennulae dieselben Bewegungen

wie beim Reizen der Augenstiele ausgelöst werden können. Im ganzen gehen die an den homöotischen Antennulae in morphologischer, struktureller und physiologischer Hinsicht gemachten Wahrnehmungen dahin, daß sie als mechanische und chemische Rezeptionsorgane wirken, die mit zum Schutz des Tieres beitragen und zwar in besserer Weise als es die Augenstiele ohne Augen vermögen. Die Möglichkeit des Funktionierens im Sinne einer ersten Antenne besteht dann, wenn die neuen Nervenfaserzüge Anschluß an diejenigen der normalen Antennula gewinnen (C. Herbst 1910 und 1916).

Das Auftreten der Antenne an Stelle eines Auges hat etwas Rätselhaftes an sich. Wie man auch die Einflußnahme des Nervensystems und seine Bedeutung für die Regeneration beurteilen mag, die Tatsache bleibt bestehen, daß bei alleiniger Entfernung des Auges und Erhaltenbleiben des Sehganglions nur das erstere regeneriert, beim Fehlen des letzteren hingegen eine Antenne gebildet wird. Dieses zunächst recht unerwartete Versuchsergebnis wurde so gedeutet, daß Auge und Sehganglion zusammengehören, also ein einheitliches Gebilde darstellen, weshalb die Entstehung des Auges vom Ganglion abhängig ist. Bei dessen Vorhandensein kann daher das Auge neu gebildet werden, bei seinem Fehlen hingegen nicht. In diesem Fall tritt dann die andersartige Bildung an die Stelle des Auges. Gegen diese Auffassung wendet Herbst, unterstützt durch die Untersuchungsergebnisse von M. Steele ein, daß nicht nur die äußeren Bestandteile des Fazettenauges (Cornealinsen und Kristallkegel), sondern auch die inneren Partien (Retinulae) bei der Augenregeneration aus der Außenschicht (Hypodermis) hervorgehen. Das Bildungsmaterial kommt also von außen her und ein Zusammenhang in dieser Hinsicht besteht mit dem Ganglion nicht, das seinerseits dem Gehirn genetisch näher steht. Beruht die Augenneubildung demnach nicht auf der innigen Zusammengehörigkeit des Auges mit dem Ganglion opticum, so wird dessen Einflußnahme auf die Neubildung nach Art eines „formativen Reizes“ gewiß nicht zu unterschätzen sein.

Weit schwieriger zu beantworten ist die Frage, weshalb an die Stelle des Auges eine andere Bildung und gerade eine Antennula tritt. Allerdings sind die ersten Antennen das den Augen nächstliegende Anhangspaar des Kopfes und eine von ihren Nervenzentren ausgehende Beeinflussung (im Sinne der schon vorher für andere homöotische Gebilde gegebenen Darlegung, S. 481) wäre

immerhin denkbar. Ob sie wahrscheinlich ist, darf wie dort einigermaßen bezweifelt werden. Es bleibt dann die immer wieder zur Erklärung herangezogene, freilich ebensowenig einleuchtende Annahme von dem früheren Vorhandensein antennenartiger Kopfanhänge an Stelle der Augen. Die Extremitätennatur der Stielaugen ist ohnedies, ganz unabhängig von den hier behandelten, damals noch garnicht bekannten Erscheinungen in Erwägung gezogen worden. Besonders überzeugend war diese Annahme freilich an und für sich nicht und deshalb ist mit der darauf fußenden Auffassung vom Vorhandensein der „Potenzen für die Entwicklung von Präantennulae" in den Augenstielen (Giesbrecht 1910) nicht viel gewonnen. Jedenfalls legt der Entdecker dieser eigenartigen Homöosis C. Herbst sowohl in seinen früheren wie späteren Arbeiten (1895—1916) auf den vermeintlichen Atavismus nicht den geringsten Wert, erklärt

Fig. 305

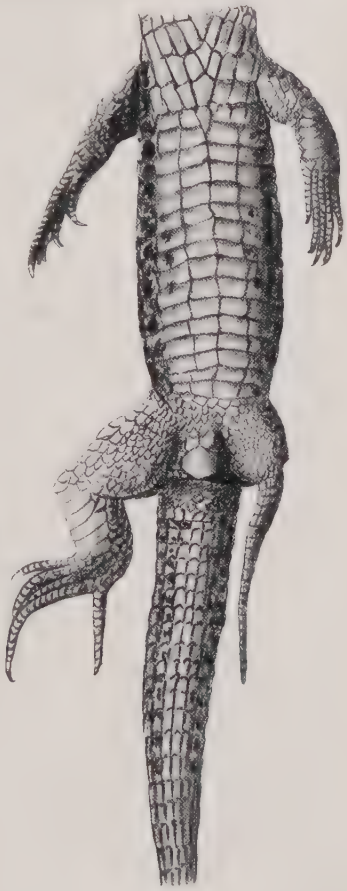


Fig. 306

Fig. 305. Ansatz zur Gliedmaßenregeneration am linken Hinterbein einer *Lacerta vivipara* (nach Egger)

Fig. 306. Auftreten eines schwanzähnlichen Anhangs an dem verstümmelten linken Hinterbein einer *Lacerta muralis*, vermutlich durch Regeneration entstanden, ebenso wie Fig. 305 Naturfunde (nach Marcucci)

sich vielmehr gegen die Deutung im phylogenetischen Sinn und läßt sich (ebenso wie Przibram 1919) einstweilen damit genügen, daß außer den Potenzen für die Augenbildung noch solche für Antennen an dieser Stelle vorhanden sind. Der Mangel einer befriedigenden Erklärung mußte bedauerlicherweise schon vorher für andere Erscheinungen der Homöosis festgestellt werden.

Wie sich aus der vorhergehenden Darstellung ergibt, kommen die als Homöosis angesehenen Erscheinungen vor allen Dingen den Arthropoden zu. Wenn es sich bei dem schon früher erwähnten Auswachsen des verstümmelten Eidechsenbeines (Kap. 5 S. 127) um ein schwanzähnliches Gebilde handelt, so würde auch dieses Verhalten als Homöosis anzusprechen sein (Fig. 305 und 306, Egger, Marcucci 1926). Bei der einen dieser Eidechsen (Fig. 305) hat man mehr den Eindruck einer beim Bemühen zum Ersatz der verlorenen Gliedmaßenteile entstandenen Defektbildung, während der lange Gliedmaßenanhang der anderen recht schwanzähnlich erscheint (Fig. 306). Ob man es wirklich mit einem solchen homöotischen Anhang oder nur mit einer Mißbildung der Extremität, etwa mit einem phalangenartigen Auswachsen in Verbindung mit Defektbildung der übrigen Teile zu tun hat, dürfte sich auch aus der inneren Beschaffenheit schwer mit einiger Sicherheit beurteilen lassen.

17. Kapitel

Regeneration und Polarität

Heteromorphosis

Bei den Organismen, zumal bei den Tieren, die regenerationsfähig sind, erwarten wir von vornherein nichts anderes, als daß die neugebildeten Teile in Form, Struktur und Stellung ungefähr den verlorengegangenen, vorher an derselben Stelle vorhandengewesenen Teilen gleichen. Die Ausführungen über die Verbreitung und den Vollzug der Regeneration haben diese Annahme als im ganzen zutreffend erwiesen (Kap. 5). Andererseits zeigten uns die beiden vorhergehenden Kapitel (15 und 16), daß unter gewissen Umständen Ausnahmen von dieser Regel vorkommen und daß diese nicht einmal selten sind. Bei ihnen handelt es sich um ganz besondere Arten des Abweichens von dem gewöhnlichen Verhalten: Fehl-, Doppel- und Mehrfachbildungen, sowie um das Auftreten andersartiger Teile als es die verlorengegangenen waren (Homöosis). Das letztere gilt auch dann, wenn die neugebildeten Teile mit der Polarität des Körpers nicht übereinstimmen.

Wir sind es nicht anders zu sehen gewöhnt, als daß beim Verlust des Vorderendes eines Tieres wieder ein Vorderende und anstatt des verlorenen Hinterendes ein Hinterende entsteht. Gerät ein rechter oder linker Seitenteil in Verlust, so wird er im allgemeinen durch eine seiner Körperstellung entsprechende Neubildung ersetzt. Diese fügt sich demnach der Polarität wie der ganzen Form und Struktur des Körpers ein. Unbedingt nötig ist aber auch das nicht und diese Abweichungen von dem gewöhnlichen Verhalten bezeichnet man als **Heteromorphosen.**

Die Erscheinung, daß sich die Organismen bei der Neubildung von Teilen im allgemeinen nach der ganzen Ausgestaltung des Körpers richten und dessen Polarität einhalten, trifft man sowohl bei den Einzelligen wie bei den Vielzelligen. Einige die Einzelzellen betreffende Beobachtungen seien vorausgeschickt.

1. Die Polarität tierischer und pflanzlicher Zellen im Hinblick auf die Regeneration

Für die Beurteilung des Verhaltens der neuen zu den alten Teilen des polar differenzierten Körpers erwiesen sich die Infusorien recht geeignet. Schon bei den Versuchen der älteren Beobachter ergab sich, daß ein aus der Körpermitte herausgeschnittenes Stück, z. B. eines Stentors, nach vorn das Peristomfeld, nach hinten das Fußende bildet, wie auch beim Verlust des Vorder- und Hinterendes die entsprechenden Bildungen neu entstehen (Fig. 12—14 S. 23ff).

Die Erklärung für dieses Verhalten ist darin gesucht worden, daß dem Cytoplasma jener einzelligen Tiere, wie auch anderer Zellen, eine bestimmt geregelte Struktur eigen ist, vermöge deren die Neubildung, d. h. die Anlagerung neuer Teile und deren weitere Ausgestaltung nur in der Weise erfolgen kann, welche der Form und Struktur der früher vorhandengewesenen Teile und somit des gesamten Zellkörpers entspricht. Diese Anschauung läßt sich sehr wohl mit den Vorstellungen vereinigen, welche sich die moderne Cytologie von dem feineren Bau der Zelle gebildet hat. Die Kern- und Zellteilungen bieten uns die Gelegenheit, einen für gewöhnlich schwerer zu gewinnenden Einblick in die Zellstruktur und die sich in ihr abspielenden Veränderungen zu erhalten. Die Polarität kann daher sehr deutlich zu Tage treten, doch gibt es Zellen genug bei denen sie im Ruhezustand ebenfalls, wenn auch in anderer Weise ausgeprägt ist (M. Heidenhain 1907—1911, 1923).

Abgesehen von der schon bei den Rhizopoden beginnenden, bei den Flagellaten, Sporozoen und Ciliaten mehr oder weniger stark ausgeprägten Polarität, ist diese bei den Gewebszellen der Metazoen eine häufige Erscheinung. Wenn diese Zellen wie die Epithelzellen eine freie und eine dieser entgegengesetzte Fläche zeigen, mit der sie der Unterlage aufsitzen, so liegt die polare Differenzierung auf der Hand. Dementsprechend pflegen die Zellen dann durch eine verschiedenartige Struktur an den beiden Polen ausgezeichnet zu sein, so durch das Auftreten von Flimmerhaaren, Sinneshaaren, Stäbchen, kutikularen Bildungen an der freien Fläche, wie durch die Verbindung mit Muskelfasern oder Nerven am basalen Pol. Auch hat der Kern nicht selten eine exzentrische Lage und zeigt sich vorübergehend oder dauernd dem einen Pol genähert, wodurch nicht nur die Lage der Centrosomen, sondern auch die gesamte Plasmastruktur der Zelle beeinflußt wird. Bei den Geschlechtszellen, so-

wohl Eiern wie Spermien, ist die polare Gestaltung eine bekannte Erscheinung, wie man denn bei den ersteren hinsichtlich ihrer Form, Struktur, Verteilung der Nährsubstanz, Lage des Kernes und der Beziehung zur Embryonalentwicklung geradezu von einem animalen und vegetativen Pol spricht.

Der polaren Zellendifferenzierung folgt der Kern, sofern sie nicht von ihm ausgeht. Dementsprechend wird die Teilung der Zelle, falls der Kern nicht in die Mitte zurückkehrt, zu einer ungleichen. Beim tierischen Ei kennt man dies in der ausgeprägtesten Weise von der Reduktionsteilung. Der Kern weicht immer weiter vor der Dotteranhäufung des vegetativen Pols nach dem animalen Pol zurück, an dessen Plasmareichtum er allein die Möglichkeit seiner ferneren Wirksamkeit findet. Hier erfolgt dann entsprechend der stark peripheren Lage des Kernes die Teilung in eine sehr kleine und eine ungleich viel größere Zelle, das gereifte Ei. Auch dieses macht bei der inäqualen und partiellen (discoidalen) Furchung noch eine wenn auch nicht so weitgehende, doch immerhin sehr ungleiche Teilung durch, indem die verschiedenartige Ausbildung der beiden Eipole bei der Furchung und weit in die Embryonalentwicklung hinein erhalten bleibt.

Exzentrische Lage des Kernes und ungleiche Teilung ist eine auch sonst an tierischen und pflanzlichen Zellen bekannte Erscheinung, der wir nicht nur in der Embryonalentwicklung, sondern auch im ausgebildeten Zustand begegnen. In ersterer Hinsicht sind ungleiche Teilungen beinahe als Notwendigkeit für die Zelldifferenzierung bei der Organbildung zu bezeichnen und man trifft sie in der frühen und späteren Embryogenese der verschiedensten Tiere. Als besonders typisches Beispiel dafür sei die fortgesetzte Teilung der drei großen Urmesodermzellen zur Lieferung der zahlreichen kleinen Zellen der Mesodermstreifen bei den Anneliden erwähnt, sowie bei den ausgebildeten Pflanzen die andauernden Teilungen der Scheitelzellen. In beiden wie in anderen Fällen handelt es sich um die Abgabe von Zellen in bestimmter Richtung, wodurch die Polarität der Stammzellen besonders deutlich hervortritt.

Bei den morphologischen, Struktur- und Wachstumsverhältnissen der Pflanzen erscheint die polare Ausbildung der sie zusammensetzenden Zellen besonders naheliegend. Mit Recht ist deshalb von seiten der Botaniker auf die Polarität der Gewebszellen ein besonderes Gewicht gelegt worden. So gelangte Vöchting auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen über Organbildung und Transplantation an ganz verschiedenen Pflanzen zu der Überzeugung, daß die Polarität eine allgemeine Struktureigentümlichkeit der Gewebe und zuletzt ihrer Zellen ist. Nach seiner Auffassung zeigen die Zellen des Sprosses und der Wurzeln ein verschiedenes Oben und Unten, sowie ein verschiedenes Vorn und Hinten und damit eine rechte und linke Hälfte. Goebel, der dem Einfluß der Stoffwanderung im Pflanzenkörper eine große Bedeutung zuschreibt, stellt sich die Polarisierung der Zellen (unter Annahme eines Stofftransportes durch zirkulierende Protoplasmaströmungen) so vor, daß für die Sproßbil-

dung geeignetes Material nach dem apikalen, dagegen das mehr für die Wurzelbildung geeignete nach dem basalen Teil der Zelle gegeschafft wird und diese dadurch „polarisiert“ erscheint. Den Protoplasmakörper der Zelle denkt sich Goebel so beschaffen, daß die Stoffwanderung nur jeweils in einer bestimmten Richtung vor sich geht, die durch die Lage der Zelle angegeben wird.

Um die Zellenpolarität zu prüfen, stellte Miehe seine bekannten Versuche an der zu den Siphonocladien gehörigen, fadenförmigen und verzweigten Grünalge *Cladophora* an, deren Fadenbüschel an der Basis mit rhizoidartigen Zellen festsitzen und ein Spitzenwachstum aufweisen. Durch Zusetzen stärkerer Kochsalzlösung zum Meerwasser wurde die Alge der Plasmolyse ausgesetzt. Wenn der Protoplasmakörper der plasmolysierten Zellen als ellipsoidische Blase frei im Zellraum lag und die Verbindung mit den benachbarten Zellen dadurch unterbrochen war, wurde die Alge nach längerem Aufenthalt in der stärkeren Lösung durch deren Verdünnung allmählich wieder in normales Seewasser zurückgebracht. Die Zellen vertrugen die etwas gewaltsame Behandlung gut; ihre basalen Enden bildeten zunächst nur kurze Vortreibungen, die dann in rhizoidartige Schläuche auswuchsen. Dies betraf ausschließlich die basalen Enden, während sich die entgegengesetzten (Scheitel-) enden gänzlich passiv verhielten; nur sehr selten brach ein Rhizoid seitlich an der Zelle hervor. Im allgemeinen läßt sich von dieser Alge sagen, daß die Polarität ihres ganzen Sproßsystems auch den sie zusammensetzenden Zellen zukommt.

E. Küster (1925) findet bei der Behandlung dieser Erscheinungen, daß zwar in den beiden Hälften des Protoplasten die Entwicklungsmöglichkeiten dieselben seien, daß jedoch unter den auf die Zelle wirkenden Bedingungen ein verschiedenartiges Wachstum an den beiden Polen erfolgt. Die Polarität gibt sich darin kund, daß der apikale und der basale Pol sich gleichen äußeren Reizen gegenüber ungleich verhalten. Als Hinweis darauf, daß dies auch für die höheren Pflanzen zutrifft, führt Küster die Entstehungsweise der durch Verletzung eines Blattes verlorengegangenen Haare an. An einem Lindenblatt wuchsen die durch Gallmilben (*Eriophyes tiliae*) geschädigten, über einem schwachen Gefäßbündel liegenden Epidermiszellen zu langen Schläuchen aus und zwar erfolgten die Haarbildungen stets am gleichen Pol. Darauf, wie die Polarität der im Gewebsverband befindlichen Zellen sich im übrigen äußert, wird sogleich noch einzugehen sein.

2. Die Polarität und ihre Abänderung bei den Pflanzen

A. Die Umkehr und sonstige Beeinflussung der Polarität

Die meisten Pflanzen, sowohl sehr hoch- wie niederstehende zeigen sich insofern polar differenziert, als an ihnen ein Gipfel (Scheitel) und eine Basis zu unterscheiden ist. An beiden pflegen Stellen embryonalen Gewebes (Vegetationspunkte) vorhanden zu sein, an denen das Wachstum in entgegengesetzter Richtung erfolgt. Dies läßt sich an Sproß und Wurzel, wenn sie bereits vorhanden sind, ohne weiteres unterscheiden.

Die Polarität des Pflanzenkörpers äußert sich bei Verletzungen in der schon früher (Kap. 2 S. 53ff.) besprochenen Weise, daß nach Entfernen der Sproßspitze die am nächsten gelegene Ruheknospe als Ersatz des verlorengegangenen Scheitels eine neue Sproßspitze zur Entwicklung bringt und daß ebenso beim Entfernen der Wurzelspitze diese durch eine Seitenwurzel ersetzt wird. In normaler Stellung eingepflanzte Stecklinge der verschiedenartigsten höheren und niederen Pflanzen, die irgend einem dafür geeigneten Teil des Körpers entnommen werden und denen obere wie untere Partien fehlen, bringen am apikalen Teil Sprosse, am basalen Ende Wurzeln zur Entwicklung (Fig. 33 S. 53).

Die neuen Triebe, sowohl Sprosse wie Wurzeln, können aus schon vorhandenen Anlagen hervorgehen, aber auch dem Bildungsgewebe der Wundfläche entstammen (Fig. 33). Das letztere Verhalten tritt besonders deutlich bei sehr breiten Wundflächen hervor, wie sie beim Zerschneiden von Knollen, etwa der Kartoffel oder anderer dafür geeigneter Pflanzen gewonnen werden. So zeigt die quer durchschnittene *Corydalis*knolle nur an einem verhältnismäßig beschränkten Teil der großen Wundfläche die neuen Sprosse und Wurzeln (Fig. 307), wie sich dies aber auch bei anderen Pflanzen mit umfangreicherem Querschnitt eines schon etwas dickeren Sproß- oder Wurzelteils verhält (Fig. 33 S. 53).

Um festzustellen, ob die sich an den entgegengesetzten Enden durch Sproß- und Wurzelbildung äußernde Polarität immer und ausschließlich Geltung hat, wurden im Laufe der Zeit zahlreiche Versuche an den verschiedenartigsten Pflanzen unternommen. Nach den besonders von Vöchting (1878—1918) in systematischer Weise angestellten, aber schon lange vor ihm, so bereits im 18. Jahrhundert von Duhamel (1764) ausgeführten und von einer Reihe anderer Botaniker (Kny, Strasburger, Goebel, Berthold, Noll, Winkler, Klebs,

Fig. 307. Die quer durchschnittene Knolle von *Corydalis solida*, *A* die untere Hälfte mit Sprossen, *B* die obere Hälfte mit Wurzeln, welche beide Adventivbildungen in der Nähe von Leitbündeln entstanden (nach K. Goebel)

Miehe, Janse, Tobler, Raciborski, Lundegardh, Neeff u. a.) fortgesetzten Versuchen gewann man den Eindruck, als ob unter bestimmten Umständen gewisse Abweichungen von der Polarität oder deren „Umkehrung" zu erzielen seien.

Ausführen lassen sich die Versuche auf die Weise, daß man je nach der Natur der zu untersuchenden Pflanze den ihr entnommenen Teil, etwa ein Zweigstück mit dem Scheitel nach unten und der Basis nach oben gerichtet in die Erde oder in Wasser steckt bzw. es im feuchten Raum aufhängt (Fig. 308—310). Das dadurch erzielte Ergebnis kann unter Umständen sehr eindeutig sein. Ein in umgekehrter Richtung in feuchten Sand eingepflanzter Sproß des Lippenblütlers *Coleus hybridus* bringt an dem in der freien Luft befindlichen basalen Ende trotz der dafür ungünstigen äußeren Verhältnisse Wurzeln hervor (Fig. 308 Lundegardh). Die Polarität der Pflanze erweist sich also stärker als die Einwirkung der Umgebung, doch verhält sich dies nicht immer so.

Fig. 308. Ein nach Entfernen der Spitze umgekehrt (mit den beiden oberen Internodien) in feuchten Sand gesteckter Sproß von *Coleus hybridus*; an der nach oben gekehrten Basis Wurzelbildung (nach Lundegardh)

Das beliebteste schon von Duhamel gewählte, durch Vöchtings ältere und neuere Versuche eingehend auf die Möglichkeit einer „Umkehrung der Polarität" geprüfte Objekt ist der abgeschnittene und in verkehrter Richtung eingepflanzte Weidenzweig, der am apikalen (jetzt unteren) Pol Wurzeln und am basalen (jetzt freien oberen) Ende Sprosse treibt (Fig. 309 und 310).

Die Zweige werden am besten zuerst in Wasser gestellt, um später als Steckling in Erde gebracht zu werden. Solche in umgekehrter Richtung eingepflanzte Zweige ließen sich nach den Be-

Fig. 309. *A Salix pentandra* mit dem Scheitelpol nach unten gekehrter, im Wasser aufgestellter Zweig mit Wurzeln (*w*) unter der Wasseroberfläche (*o*). *B* und *C Salix alba vitellina pendula*, *B* ebenso umgekehrt und im dampfgesättigten Raum gehalten, Wurzeln (*w*) vom apikalen bis zum basalen Ende, *C* Zweig aufrecht ins Wasser gestellt (in normaler Stellung), Wurzeln (*w*) am basalen Ende; *a* apikales, *b* basales Ende, *o—o* Wasseroberfläche, *sp* Sprosse (nach Vöchting 1906)

obachtungen von Vöchting und Berthold lange Zeit, die von Weidenarten bis zu fünf Jahren und länger, die vom Epheu und wildem Wein ebenfalls fünf Jahre sproßtreibend am Leben erhalten (L. Kny, H. Vöchting 1918).

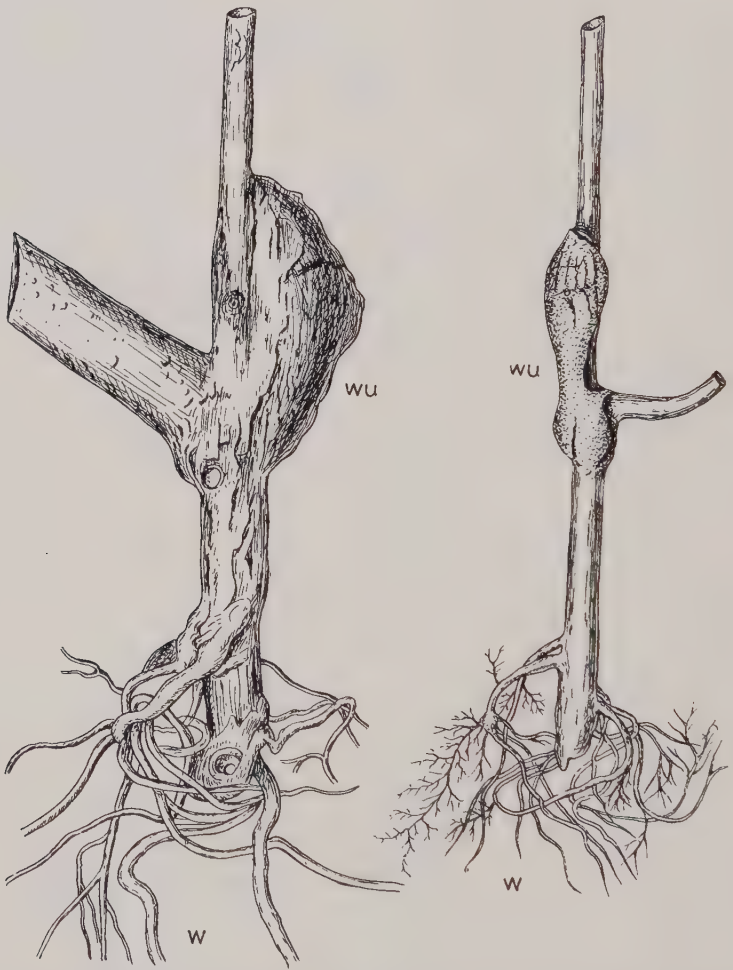


Fig. 310. *A* und *B Salix fragilis*, zwei umgekehrt aufgestellte Zweige mit Wurzeln (*w*) am Scheitelpol und starken Wulstbildungen (*wu*) (nach Vöchting 1918)

Im Gegensatz zu dem vorherigen Beispiel (*Coleus*) schien durch die letzteren Versuche zunächst die Polarität dieser Pflanzen überwunden zu sein. Jedenfalls muß man sich mit der Tatsache abfinden, daß bei umgekehrter Aufstellung an dem früheren Scheitel-

pol Wurzeln, am früheren basalen Ende jedoch Sprosse gebildet werden (Fig. 309 und 310). Sie wurde durch andere ebenfalls an Weiden ausgeführte Versuche wiederholt bestätigt und insofern zu noch größerer Sicherheit erhoben, als bei manchen von ihnen die Überwindung und Umkehr der Polarität in besonders auffälliger Weise zu Tage tritt (G. Klebs). Daraus wurde dann der Schluß gezogen, daß jede Polarität umkehrbar sei und mit ihr die sog. Verticibasilität, d. h. der von Vöchting besonders stark betonte Gegensatz zwischen Spitze und Basis.

Vöchting selbst konnte sich trotz dieser Ergebnisse der von ihm wie von anderen angestellten, sehr ausgedehnten und höchst eingehenden Untersuchungen bis zuletzt (1918) nicht davon überzeugen und damit einverstanden erklären, daß es in Wirklichkeit zu einer Überwindung der Polarität gekommen sei.[1]) Wurzeln können aus indifferenten Anlagen an Stellen entstehen, wo sie eigentlich gar nicht hingehören; so sahen wir sie schon früher (Kap. 2 S. 48) an Blättern auftreten, die vom Sproß abgelöst und auf Erde, d. h. in eine für sie ungewöhnliche Lage gebracht wurden. Dementsprechend läßt sich die Wurzelbildung in der Nähe des Scheitels (Fig. 309 *A* und *B*) auf hier vorhandene Wurzelanlagen zurückführen. Überdies treten Wurzeln, so wie es vorher von *Coleus* gezeigt wurde (Fig. 308), ebenfalls an dem basalen (jetzt freien oberen) Ende auf, von denen ein stetiger Übergang zu den im Wasser befindlichen und daher längeren Wurzeln besteht, wie andererseits auch Wurzeln am Scheitelende des in normaler Stellung befindlichen Sprosses entstehen (Fig. 308 *B* und *C*).

Wenn auch vorher mitgeteilt wurde, daß die in umgekehrter Stellung gezogenen Stecklinge verschiedener Pflanzen sich recht lange hielten, so ist es doch im ganzen mit der „verkehrten Pflanze“ nicht weit her. Zwar können sich umgekehrt eingepflanzte Zweige oder Stecklinge anfangs gut entwickeln, fangen aber dann doch an zu kränkeln, um früher oder später zugrunde zu gehen. Es ist ohne weiteres begreiflich, daß infolge der durch die Umkehrung bewirkten ungewöhnlichen Stellung der Wurzeln und Sprosse auch die Lage und Richtung der sie zusammensetzenden Gewebselemente beeinflußt und teilweise gestört wird. Durch eigenartige, oft sehr

1) Dieselbe Auffassung über die „vorgetäuschte“ Umkehrung der Polarität wird auch in neueren Darstellungen, wie in der von L. v. Portheim in dem kürzlich ausgegebenen 14. Band des Handbuchs der normalen und pathologischen Physiologie vertreten.

eingreifende Umlagerungen und Gewebswucherungen sucht die Pflanze die Störung wieder auszugleichen und die Elemente nach Möglichkeit in eine geeignete Lage, sowie zum richtigen Anschluß an die übrigen Teile zu bringen. Gelingt ihr dies, wenn auch nur teilweise, so bleibt sie erhalten, andernfalls stellen sich krankhafte Veränderungen ein, die zum Siechtum und Tode führen.

Das sind Vorgänge, wie wir sie als Regulationen und Restitutionen am Pflanzenkörper schon früher kennen lernten (12. Kap. S. 354ff.). Ganz leicht zu bewerkstelligen sind sie jedenfalls nicht. In dieser Beziehung sind die Tiere besser daran, deren gesamte Organisation und besonders die Strukturverhältnisse einen leichteren und rascheren Vollzug derartiger Umlagerungen und Umarbeitungen gestatten. Wie die indifferenten Elemente bei den Tieren, so spielen auch bei den Pflanzen die vom Kambium herrührenden Bildungsgewebe die Hauptrolle bei der Lieferung der durch die Umarbeitung nötig werdenden Gewebsteile. Bei der umgekehrten Pflanze geht es dabei nicht ohne äußere Veränderungen ab. In dem Bestreben, die richtige Lagerung der Gewebsteile wieder herzustellen, kommt es zu mehr oder weniger umfangreichen Gewebswucherungen, die sich äußerlich als geschwulstartige Auftreibungen bemerkbar machen und wenn sie zu massig werden, das Weiterleben der Pflanze gefährden (Fig. 310 *A* und *B*).

Wenn an dem umgekehrt eingepflanzten Zweig vom Scheitelpol Wurzeln ausgehen und in der Nähe des basalen Endes Sprosse gebildet und diese zu neuen Zweigen werden (Fig. 309), so ist zu deren Stützung und Ernährung der Anschluß an die statischen Elemente und Leitbahnen herzustellen. Diese wie die Holzfasern usw. müssen ihre Richtung wenigstens teilweise, vor allem an den Stellen abändern, wo die Angliederung der neuen an die alten Teile zu erfolgen hat. Wie beim Verlust des Gipfeltriebes und seinem Ersatz durch einen Seitenzweig weitgehende Umlagerungen stattfinden (Fig. 202 S. 357), so auch in der verkehrten Pflanze und in ihr treten jene Knäuelbildungen auf (Fig. 313), wie sie bei Pfropfungen in anormaler Stellung vorkommen und bei Behandlung der Transplantation besprochen werden sollen.

Ebenfalls in das Gebiet der Transplantation gehören die von F. Neeff (1922) auf den Faserverlauf und die Zellenanordnung eingehend untersuchten Verwachsungen von Zweigen und Wurzeln. Insofern sich Neeff dabei vorwiegend mit der Frage der Umlagerung der Zellen bei verkehrt wachsenden Wurzeln und Sprossen be-

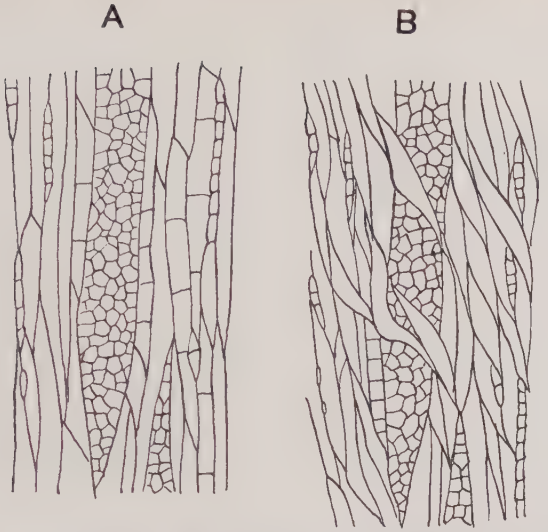


Fig. 311. Tangentialschnitte aus Jungholz und Kambium einer Lindenwurzel (*Tilia tomentosa*); *A* vor, *B* während der Umlagerung der Zellen (nach F. Neeff 1922)

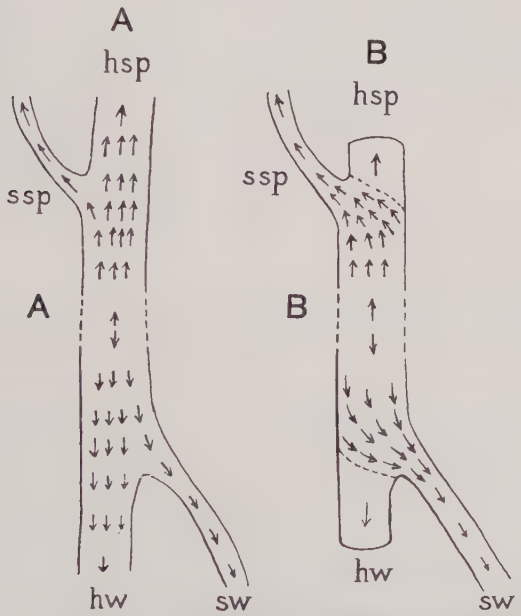


Fig. 312. *Tilia tomentosa*, Tangentialansicht des Faserverlaufs im Holz (nach Ablösung der Rinde) am Ast- und Wurzelansatz; *A* vor, *B* nach Umlagerung der Zellen; *hsp*, *ssp* Haupt- und Seitensproß, *hw*, *sw* Haupt- und Seitenwurzel (nach F. Neeff 1922)

schäftigt, sind die von ihm gewonnenen Ergebnisse für das Polaritätsproblem von besonderer Bedeutung. Dieselben Vorgänge wie am Astansatz (Fig. 202 S. 357) spielen sich auch am Wurzelansatz ab, wenn die darüberliegende Wurzel entfernt wurde. Der Faserlauf wird in entsprechender Weise abgeändert (Fig. 311 und 312). Das gleiche geschieht je nach Bedürfnis in den verkehrt wachsenden Wurzeln oder Zweigen, ebenso in Stengeln bzw. Stämmen, von denen größere oder geringere Teile von der Spitze her entfernt werden

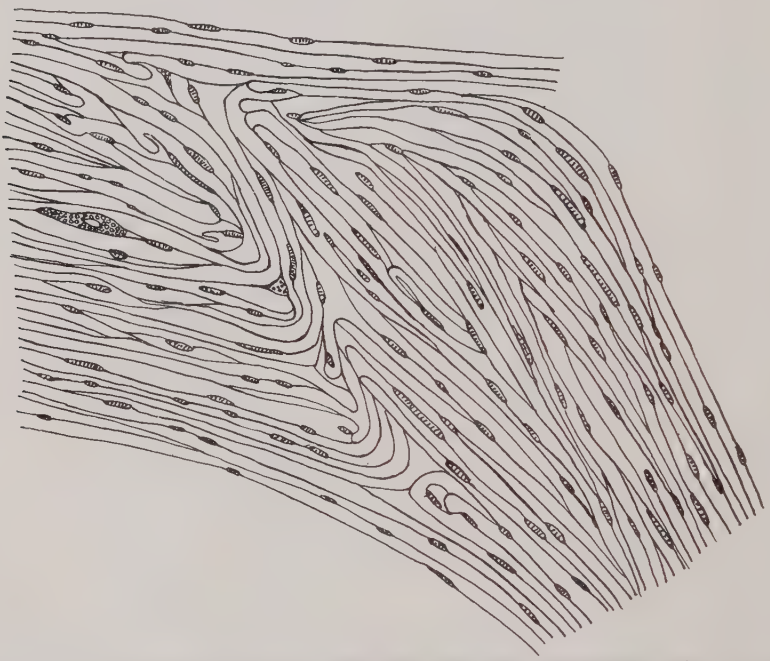


Fig. 313. Tangentialer Längsschnitt des Baumstumpfs einer Fichte (*Picea excelsa*) zur Erläuterung der Fasern im Holz infolge der Umlagerung (nach Neeff 1922)

und andere bzw. neue Zweige für die verlorenen eintreten (Fig. 313). Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß die dabei erfolgenden Umlagerungen und „Verwerfungen" der Faserzüge entsprechend der Art und der Größe des Verlustes bzw. der Neubildung sehr verschieden sind und daß gleiches für die einzelnen Regionen der verkehrt wachsenden Pflanzenteile (Sprosse und Wurzeln) und die dabei stattfindenden Neubildungen gilt.

Schon bei einer früheren Gelegenheit (Kap. 2 S. 54, 67 und 75) wurde darauf hingewiesen, daß bei der Wiederherstellung der unterbrochenen Leitungsbahnen in

den Blättern die Neubildung des Reparationsgewebes ausschließlich vom basalen, nie vom apikalen Ende der Gefäßbündel herrührt und somit im Sinne der Polarität erfolgt (Simon, Freundlich).

Daß die Neubildungen und die mit ihnen im Zusammenhang stehenden Umlagerungen vom Kambium ausgehen, wurde bereits hervorgehoben. Die Kambiumzellen teilen sich quer zu ihrer Längsachse, wodurch das Bildungsmaterial entsteht. Die kurzen kambialen Elemente bezeichnet Neeff als bewegliche Formen, die ihre Richtung allerdings nicht beliebig, sondern gesetzmäßig unter gewissen inneren und äußeren Bedingungen zu ändern vermögen. Dadurch wird die Umlagerung und später die regelmäßige Anordnung ermöglicht. Die Umlagerung verläuft nach Neeff (in der verkehrten Wurzel) so, daß anfangs eine mehr oder minder große Verwirrung der Zellen vorhanden ist, auf welche erste Etappe dann die zweite des sich herausbildenden einheitlichen Faserverlaufs folgt. Die Kambium- bzw. die daraus hervorgegangenen Bildungszellen strecken sich und indem sie sich je nachdem schräg, längs oder quer einstellen, kommen sie in diejenige Lage, welche die aus ihnen entstehenden Gefäße, Siebröhren usw. einnehmen sollen.

Sozusagen als das leitende Prinzip bei diesen Vorgängen erscheint die Polarität der Gewebszellen. Wenn die Einzelzellen polar befunden werden, wie dies in dem vorhergehenden Abschnitt auseinandergesetzt wurde, so liegt es nahe, diese Beschaffenheit auf die Gewebszellen und damit auf die aus ihnen bestehenden Pflanzenteile und auf die ganze Pflanze zu übertragen. Von den Einzelzellen ausgehend über die aus verhältnismäßig wenigen Zellen bestehenden niederen Pflanzen ließe sich vielleicht auch die sehr ausgesprochene Polarität der höheren und höchststehenden Pflanzen auf diejenigen der sie zusammensetzenden Zellen zurückführen.

Die Gewebszellen leiten sich her von den Bildungszellen und es frägt sich, wie es mit deren Polarität steht. Die Frage, ob die Zellen des Meristems polar differenziert sind, ist schwer zu entscheiden. Bei den Scheitelzellen kann sie nicht zweifelhaft sein und ihr Verhalten würde dafür sprechen. Wer mit Vöchting die Polarität für eine Grundeigenschaft der Pflanzenzelle hält, wird nicht im Zweifel darüber sein, aber durchaus nicht alle Botaniker stehen auf diesem, in neuerer Zeit auch von Neeff (1922) sehr entschieden vertretenen Standpunkt. Schon G. Klebs konnte sich infolge seiner oben erwähnten Versuche über die leichte „Umkehrbarkeit der Polarität“ bei manchen Pflanzen nicht zu der Auffassung bekennen, daß die

Polarität des Pflanzenkörpers auf derjenigen seiner Zellen beruhe, zumal ihm diese selbst höchst zweifelhaft war.

Zwischen den beiden gegensätzlichen Anschauungen läßt sich ein vermittelnder Standpunkt einnehmen, nämlich daß die Meristemzellen zwar polar differenziert sind, aber doch nur labil polar, weshalb sie durch außerhalb von ihnen liegende Wirkungen beeinflußbar sind (W. Pfeffer, H. Winkler). Den jungen Zellen wird dementsprechend durch die in bestimmter Richtung differenzierten Zellen ihrer Umgebung dieser Charakter erst aufgeprägt, während eine solche Beeinflussung bei älteren Zellen kaum oder überhaupt nicht mehr möglich ist. Natürlich lassen sich mit diesem, etwas dehnbaren Begriff der Polarität die Erscheinungen leichter erklären, z. B. das bei den Umkehrungsversuchen zu beobachtende Auftreten von Wurzeln an den Stellen wo Sprosse zu erwarten waren und umgekehrt.

Vöchtings Standpunkt ist freilich ein sehr viel entschiedener, indem er „alle lebendigen Zellen des Körpers, prosenchymatische wie parenchymatische, als polar gebaut betrachtet, so zwar, daß in den beiden Hauptgliedern, Wurzel und Sprossen, alle ein zusammenhängendes System bilden, in welchem die Sproßpole im allgemeinen nach oben, die Wurzelpole nach unten gewandt sind". Allerdings fügt auch er hinzu: „Prosenchym- und Parenchym-Zellen unterscheiden sich dadurch, daß bei diesen die Polarität ablenkbar ist, bei jenen dagegen sehr schwer oder, was wahrscheinlicher, gar nicht". Damit nähert er sich jenem vermittelnden Standpunkt, doch fährt er dann fort: „Wir betrachten also die Pflanze mit ihren sämtlichen, durch Plasmaverbindungen eine große Einheit bildenden lebendigen Zellen als aus gleichsinnig polarisierten Elementen aufgebaut. Das Wesen der Polarität sehen wir in der inneren Struktur des Protoplasmas. Will man sich die Sache unter einem Bild versinnlichen, so stelle man sich die Idioplasma-Mizellen . . . . als polarisiert vor."

Mit dieser sehr entschiedenen Auffassung von der polaren Struktur der Zellen ging Vöchting an die Deutung der an der verkehrten Pflanze wahrnehmbaren Erscheinungen. Bei ihnen handelt es sich um die Wiederherstellung der durch die Polarität des Pflanzenkörpers gegebenen normalen Verhältnisse. Die vom Kambium gelieferten bildungsfähigen Elemente versuchen sich in den der Polarität entsprechenden Richtungen einzustellen und geraten dadurch in einen Gegensatz zu den vorhandenen, zwar polar differenzierten,

aber umgekehrt gerichteten Gewebselementen. Je nachdem es möglich ist, die früheren Struktur- und Lagerungsverhältnisse in einer dem normalen Zustand einigermaßen entsprechenden Weise herzustellen oder ob dies auf große Schwierigkeiten stößt, geht es ohne allzugroße, auch äußerlich wahrnehmbare Umgestaltungen ab oder es treten solche in Form der schon vorher erwähnten Gewebswuche-

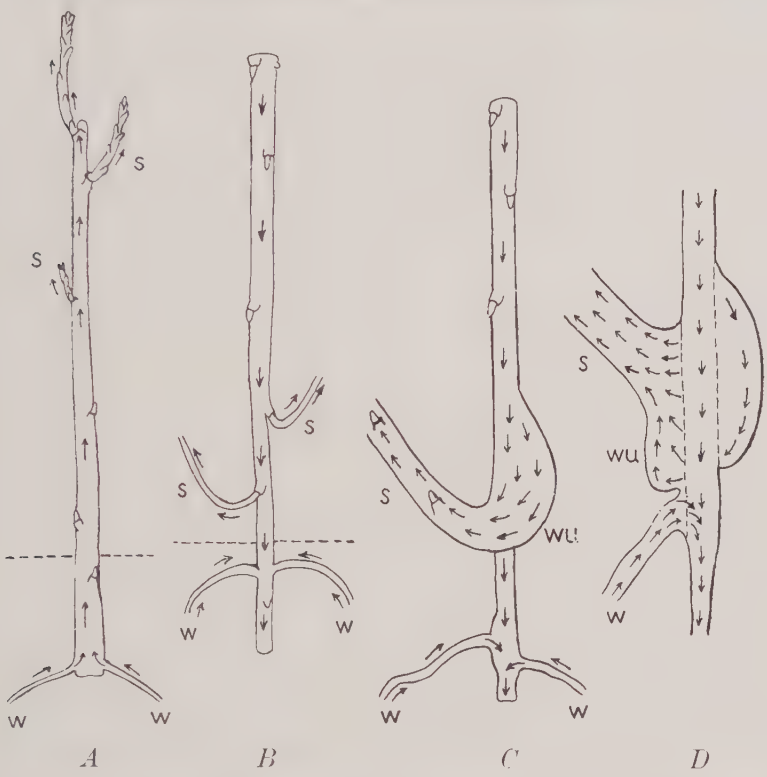


Fig. 314. Schematische Darstellung der inneren Strukturverhältnisse in bezug auf die Polarität; *A* aufrechter, *B* umgekehrter Steckling von *Salix fragilis*, *C* und *D* der umgekehrte Steckling mit wulstiger Wucherung, *s* Seitensproß, *w* Wurzel, *wu* Wucherung (nach Vöchting 1918)

rungen ein (Fig. 310). Wie sich dabei der Kampf der Teile gegeneinander gestaltet, welche Rolle die angenommene „Abstoßung der gleichnamigen und Anziehung der ungleichnamigen Pole“ spielt, wie die Umordnung erfolgt und die Zellenelemente sich in geeigneter Weise zusammenfinden, d. h. wie sich der „Heilungsprozeß“ mit oder ohne Auftreten jener Geschwülste und Wucherungen vollzieht, kann hier nicht verfolgt werden. Eine ungefähre Vor-

stellung davon geben die von Vöchting entworfenen schematischen Bilder des Faserverlaufs in der aufrechten und verkehrten Pflanze mit und ohne Geschwulstbildung (Fig. 314).

Wie die Annahme der Zellenpolarität an sich, konnte auch die ihrer Wirkung bei jenen Gewebswucherungen und Zellumlagerungen nicht ohne Widerspruch bleiben. Während, wie schon erwähnt, die Arbeiten von Neeff (1914 und 1922) auf diesem Standpunkt stehen und die sogenannten Knäuelbildungen und Umlagerungen, sowie andere Unregelmäßigkeiten der Gewebsanordnung unter Zuhilfenahme der Zellenpolarität zu erklären suchen, können sich andere Autoren damit nicht befreunden und halten mechanische Faktoren für maßgebend (E. Küster (1925). Die Umlagerungen und sonstige Veränderungen seien durch die Raumverhältnisse bedingt, welche die wachsenden Zellen vorfinden; es handle sich dabei stets um „Mechanomorphosen". Eingehendes über diese Auffassungen findet sich außer in den Arbeiten von Vöchting und Neeff in den zusammenfassenden Darstellungen von H. Winkler, Jost und Küster.

B. Die Nährstoffströme und die Polarität

Schon bei Besprechung der Zellenpolarität (S. 489) war die Rede davon, daß die Stoffwanderung mit ihr im engen, vielleicht ursächlichen Zusammenhang steht. Auf sie ist gewiß mit Recht auch für den ganzen Pflanzenkörper ein großes Gewicht gelegt worden. Goebel nahm an, daß die in bestimmter Richtung sich bewegenden Nährstoffe für die Restitutionsvorgänge insofern von großer Bedeutung sind, als der Zufluß dieser Stoffe und ihre Anhäufung als Baumaterialien die Neubildung befördert, während diese im anderen Fall verzögert wird oder unterbleibt. Der Ort für die Neubildungsvorgänge kann von der Richtung der Nährstoffströme abhängen. Wenn diese auch bei Verletzungen weitergehen, braucht sich der Einfluß nicht besonders geltend zu machen, wohl aber wenn infolge der Verletzung der Strom unterbrochen wird und eine Stauung der Nährstoffe an einer bestimmten Stelle stattfindet, wodurch dann die Neubildung sichtlich befördert wird.

An Wurzeln und Sprossen angestellte Versuche haben Vöchting, Nemec, Lundgardh, Simon u. a. in der Annahme eines bestimmenden Einflusses des Nährstoffstromes auf das Eintreten von Neubildungen bestärkt und letzterer Autor vertritt besonders entschieden die Auffassung, daß die Stauung der Nährstoffe an manchen Stellen und bei bestimmten Pflanzen diejenige der Kohlenhydrate den Anstoß zur Restitution gibt und ihren Ort bestimmt (Simon 1920). Bis zu einem gewissen Grad stimmt auch Winkler dieser Annahme zu, vermag aber in ihr

keinen primären Restitutionsreiz zu sehen, denn wie für die Organbildung im allgemeinen dürfte auch für die Neubildungsvorgänge der Satz gelten, daß die Nährstoffe dahin strömen, wo solche stattfinden und weniger, daß diese von ihnen veranlaßt werden.

In sehr eingehender Weise hat sich J. Löb (1924) mit der Frage nach den Beziehungen zwischen Nährstoffströmen und Körperpolarität bei einer bestimmten Pflanze (*Bryophyllum calycinum*) beschäftigt. Nach ihm handelt es sich darum, ob der polare Charakter der Regeneration im Stamm durch die chemische Verschiedenheit des auf- und absteigenden Saftes bestimmt wird oder ob er auf der Verschiedenheit der Anlagen d. h. der Zellen beruht, aus denen die Sprosse und Wurzeln hervorgehen. Allerdings kommt dabei auch noch in Betracht, daß die Wurzelanlagen nur von dem absteigenden, die Sproßanlagen jedoch von dem aufsteigenden Saft getroffen werden.

Über die verschiedene chemische Beschaffenheit des von den Wurzeln aufsteigenden und von dem Sproßsystem absteigenden Saftes wird man nicht im Zweifel sein, doch frägt es sich, ob eine Beeinflussung der ruhenden Anlagen durch ihn wirklich stattfindet und welcher Art sie ist. Zur Beantwortung dieser Frage wurden von J. Löb zahlreiche Versuche mit gipfel- und wurzellosen Stammstücken von *Bryophyllum* unternommen, die der Blätter beraubt und zur Beurteilung der Sproß- wie Wurzelbildung in bestimmter Stellung, besonders horizontal orientiert wurden, wobei ihnen für den vom Assimilationsapparat ausgehenden Saftstrom z. B. ein am Scheitelpol stehendes Blatt belassen wurde. Auf die sich dabei unter dem Einfluß des Saftstromes zeigenden verschiedenartigen Krümmungen des Stengels kann hier nicht eingegangen werden; sie werden in anderer Verbindung noch zu erwähnen sein (Kap. 24). Dagegen kommen hier jene Ergebnisse der Versuche Löbs in Betracht, nach denen der vom unteren (mit Blättern versehenen) Pol aufsteigende Saftstrom, wenn er auf wurzelbildungsfähige Anlagen stößt, nach dem Scheitel zu (über den stehengelassenen Blättern, Fig. 315 *A*) Wurzeln hervorbringt. Daraus wäre nach Löbs Auffassung zu schließen: der polare Charakter der Regeneration im Stamm von *Bryophyllum* beruht darauf, daß in dem aufrecht in normaler Stellung befindlichen Stengel der Saft in Bahnen fließt, durch welche zuerst die Anlagen für Sprosse (nicht für Wurzeln) erreicht und entsprechend beeinflußt werden.

Andererseits soll der von dem am Scheitel des aufrechtstehenden Stammes belassenen Blatt ausgehende, absteigende Saftstrom an

den darunter befindlichen Partien die Sproßbildung verhindern, wohl aber diejenige von Wurzeln hervorrufen (Fig. 315 *B*). Dabei wird auch an die Wirkung von „Hormonen“ gedacht, wie sie als Wundhormone bei anderen Neubildungen am Pflanzenkörper eine große Rolle spielen sollen (Kap. 2 S. 61 und Kap. 24). Damit kommt allerdings wieder ein anderer Faktor hinzu und wenn sich die Wirkung der Saftströme infolge der bestimmten Bahnen, die sie einschlagen, mit den

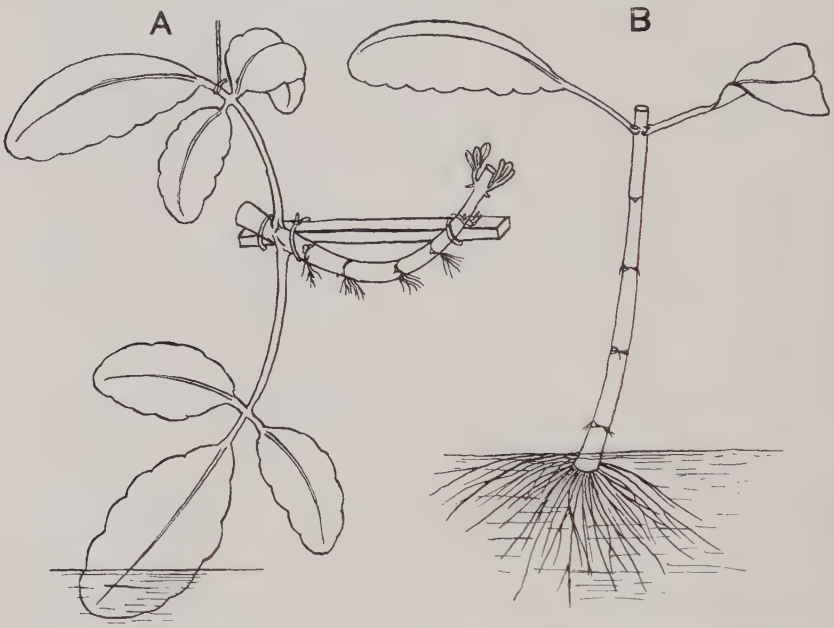


Fig. 315. *Bryophyllum calycinum*, *A* Stengelstück nach horizontaler Orientierung mit zwei am basalen Ende belassenen Blättern und Neubildung von Wurzeln an der jetzt nach unten gerichteten Seite; *B* in normaler Stellung befindliches mit den am Scheitelpol belassenen beiden Blättern und Wurzelneubildung am Basalende (nach J. Löb 1924)

Vorstellungen von der Polarität des Pflanzenkörpers noch einigermaßen vereinigen läßt, obwohl sie hinsichtlich der immerhin möglichen Vorbestimmung der Bildungsherde (als Sproß- und Wurzelanlagen) bereits auf große Schwierigkeiten stößt, so ist dies bezüglich der kaum an feste Bahnen gebundenen Hormone in noch weit höherem Maße der Fall. Man sieht daraus, daß sich das Polaritätsproblem von recht verschiedenen Seiten betrachten läßt und dementsprechend seine Lösung auf den verschiedensten Wegen versucht wird.

C. Die Polaritätsabänderung bei niederen Pflanzen

Die Betrachtung der höheren Pflanzen wurde vorausgeschickt, weil bei ihnen die Polarität besonders deutlich ausgeprägt erscheint und dadurch zu dem Versuch, ihre Abänderung herbeizuführen, geradezu herausfordert. Die Polarität kommt auch den niederen

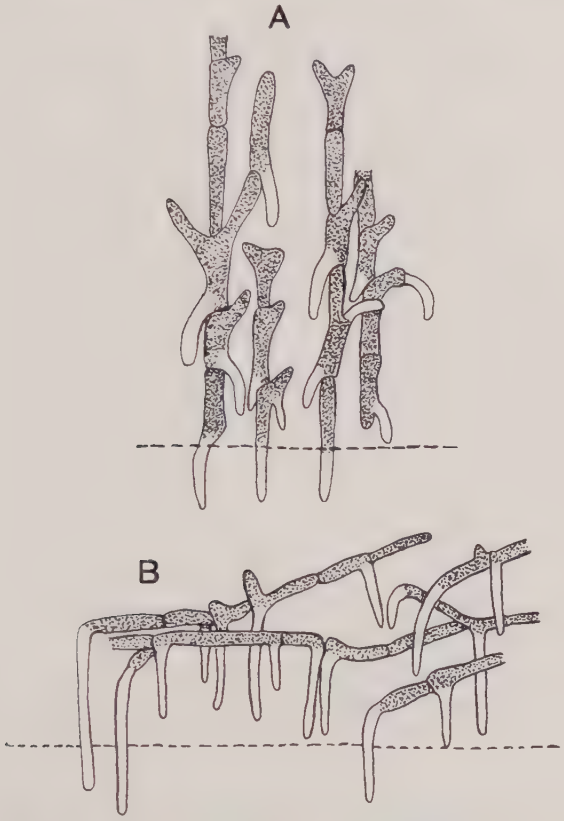


Fig. 316. Kultur von *Basidiobolus ranarum*, deren Gelatine-Unterlage an der punktierten Linie abgeschnitten und durch neue Gelatine ersetzt wurde; *A* und *B* beginnendes und weiter fortgesetztes Auswachsen der (hellen) Fortsätze von den alten (dunklen) Zellen (nach M. Raciborski)

Pflanzen zu, was schon daraus erklärlich ist, daß sie den Zellen selbst zugeschrieben wird. Wenn vorher von einer labilen Polarität der (Meristem-)Zellen die Rede war, so ist das gleiche für die Zellen niederer Pflanzen festzustellen. Nach den in dieser Richtung angestellten Versuchen scheint es überhaupt, als wenn die Zellenpolarität den niederen Pflanzen noch nicht sehr fest eingeprägt

und deshalb verhältnismäßig leicht zu beeinflussen wäre. Versucht wurde dies auf verschiedene Weise.

Bei niederen Metaphyten dürfte die Beeinflussungsmöglichkeit ihrer Zellen am ehesten zu erwarten sein, wenn sie sich noch in ziemlich losem Verband befinden. Das ist bei manchen Pilzen, z. B. bei dem Phycomyceten *Basidiobolus ranarum* der Fall, dessen zu Fäden verbundene Zellen eine gewisse Selbständigkeit bewahren und keine Arbeitsteilung zeigen. Jedoch sind die Zellen bereits polar differenziert, was sich in ihrer Struktur und Wachstumsrichtung zu erkennen gibt (M. Raciborski). Die Zellen wachsen für gewöhnlich nur mit dem apikalen Ende, dem der Zellkern etwas genähert liegt, doch ist eine Beeinflussung in der Weise möglich, daß dem auf Gelatine wachsenden Pilz von einer der bisherigen Wachstumsrichtung entgegengesetzten Seite neues Nährmaterial zugeführt wird. Das kann dadurch geschehen, daß die Gelatineschicht durchschnitten und der abgeschnittene Teil durch neue Gelatine ersetzt wird (Fig. 316). Dann beginnen die Zellen an den bisher nicht wachsenden, basalen Enden Fortsätze zu treiben und da dies in umgekehrter Richtung zu dem bisherigen Wachstum geschieht, wurde dieser Vorgang als Umkehr der Polarität angesprochen (Fig. 316 *A* und *B*).

Versuche, bei den Algen eine Abänderung der Polarität herbeizuführen, sind verschiedentlich angestellt worden. Sie kann bei ihnen bereits recht ausgeprägt sein, so daß manche Algen wie die Stöckchen höherer Pflanzen erscheinen, bei denen Sproß- und Wurzelsystem unterschieden ist (Fig. 317). Bei den fadenförmigen und anderen niederstehenden Algen ist dies in geringerem Maße der Fall, obwohl auch bei ihnen in ähnlicher Weise wie dies vorher für die Phycomyceten angegeben wurde, eine polare Differenzierung bereits vorhanden ist.

An der Schlauchalge *Dasycladus clavaeformis*, bei der sich nach oben ein Stamm mit Wirbelästen erstreckt, während davon nach unten ein reich verzweigtes Rhizoidsystem abgeht, wurde der Stamm oberhalb der Rhizoide durchschnitten und im Seewasser umgekehrt (mit dem Sproßpol nach unten) in den Sand eingepflanzt (E. Wulff). Rhizoide entstanden dabei zwar nicht am apikalen Pol, dagegen erfolgte an dem vorherigen Wurzelpol die Umbildung zu einem richtigen Sproßpol. Bei der Phäophycee *Sphacelaria fusca* bewirkt Lichtmangel (nach den Beobachtungen von W. Zimmermann 1923) das Auswachsen des Sproßscheitels in Rhizoide anstatt wie unter gewöhnlichen Verhältnissen in Sprosse.

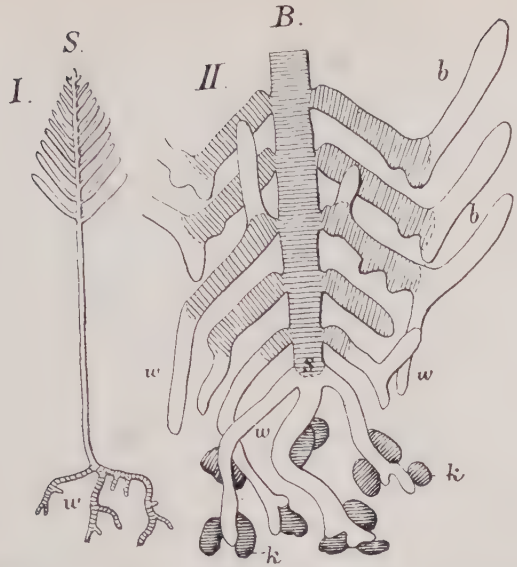


Fig. 317. *Bryopsis mucosa*; *I* aufrecht gewachsenes Pflänzchen mit Stengel, Krone und Wurzeln. *II* Krone des umgekehrt eingepflanzten Pflänzchens, von dessen Stammspitze (*s*) und unteren Fiederblättchen Wurzeln (*w*) ausgehen, während von den oberen Fiedern Sprosse (*b*) gebildet werden, *k* Sandkörner; die alten Teile dunkel, die neuen hell (nach F. Noll)

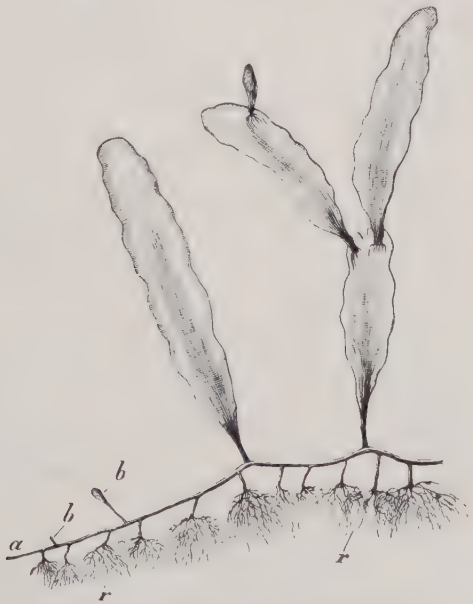


Fig. 318. *Caulerpa prolifera*, mit Rhizom und Rhizoiden (*r*), daran zwei Thalluslappen, wovon einer in Proliferation, *a* die fortwachsende Spitze der Thallusachse, *bb* junge Thalluslappen (aus Strasburger)

Besonders erfolgreich waren die schon früher von Noll und Winkler mit *Bryopsis* vorgenommenen Versuche, ebenfalls einer zu den Siphoneen gehörigen Grünalge, die am Stengel eine aus zwei Fiederreihen bestehende Krone und am basalen Pol Wurzeln entwickelt (Fig. 317 *I*). Wurde das Pflänzchen mit dem grünen Sproßteil in den Sand versenkt, so daß die Krone ganz davon umgeben war, so wuchsen aus dem gewöhnlich Fiederblättchen bildenden Sproßpol Wurzeln hervor (Fig. 317 *II*). Desgleichen lassen die unteren (früher oberen) Fiederblättchen Rhizoide aus sich hervorgehen, zum Teil allerdings treiben sie auch Sprosse nach oben, die später neue Stengel mit Fiederblättchen liefern.

Bei *Bryopsis* gelingt es, die sog. Umkehr der Polarität auch dadurch herbeizuführen, daß die Wurzelpartie entfernt und die (basale) Schnittfläche des Stammes stark belichtet wird, worauf sich an ihr eine Krone mit Fiederblättchen entwickelt. Andererseits kommt bei Verdunkelung der apikalen Schnittfläche des unteren (Wurzel-)Teils Rhizoidbildung zustande. Wird am Stengel sowohl die Krone wie der Wurzelteil entfernt, so entstehen bei starker Belichtung an beiden Stammenden Sprosse (H. Winkler).

Inwiefern bei den geschilderten Vorgängen tatsächlich eine „Umkehr der Polarität" stattfindet oder ob schon bei diesen niederen ähnlich wie bei den höheren Pflanzen „Anlagen" vorhanden sind, die unter dem Einfluß der geänderten Bedingungen zur Entfaltung kommen und die andersartige Ausbildung mit sich bringen, ist kaum zu entscheiden. Abänderungen der Polarität an verschiedenen Zellen und Pflanzenteilen, die nicht mit der Regeneration zusammenhängen und deshalb hier nicht zu behandeln sind, werden in den von Winkler, Jost, Oltmanns gegebenen Zusammenstellungen wie in den darauf bezüglichen Arbeiten von Tobler und den schon vorher genannten Autoren besprochen. Hier sollen nur noch die Befunde an *Caulerpa* erwähnt werden, da sie zum Teil besonderer Art sind.

Caulerpa prolifera hat mit anderen Schlauchalgen (Siphoneen) gemeinsam, daß ihr äußerlich reichgegliederter Thallus (Fig. 318) keine Querwände aufweist, also einen von der festen Membran umgebenen vielkernigen Plasmaschlauch darstellt. Der Thallus besteht aus einem kriechenden, rhizomartigen Stengel und streckenweise davon nach unten ausgehenden Rhizoiden, sowie aus den nach oben abzweigenden blattartigen Thalluslappen, die ihrerseits sekundäre Lappen hervorbringen (Fig. 318). Außer diesen mehrfach gegliederten und stärker verzweigten Stöcken gibt es solche, die nur aus wenigen oder einzelnen Thalluslappen mit Blattstiel und daran sitzenden Rhizoiden bestehen (Fig. 319 *A*). Wird ein derartiges vollständiges Pflänzchen mit der Blattspitze, also umgekehrt in den Sand gesteckt,

so treten keine besonderen Neubildungen auf und der Umkehrungsversuch ist somit nicht von Erfolg begleitet (Janse).

Anders jedoch, wenn abgeschnittene, also verwundete Blätter zu dem Versuch benutzt werden, dann pflegen alsbald Wurzeln am apikalen Blattende aufzutreten (Fig. 319 *B*). Trifft dies zu, so müßte die Verwundung als ein die Neubildung auslösender Reiz wirken. Das Ergebnis ist dann ähnlich wie bei *Bryopsis*, zumal auch Sprosse gebildet werden. Die letzteren entstehen in der Nähe der früheren Basis (Fig. 320 *A*), was seinen Grund darin hat, daß

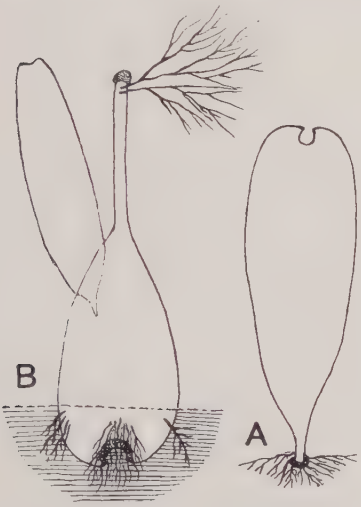


Fig. 319. *Caulerpa prolifera*; *A* aus nur einem Blatt bestehendes Pflänzchen in aufrechter Stellung, *B* umgekehrt eingepflanztes Blatt mit neuen Rhizoiden am Scheitelpol und alten Wurzeln am basalen (jetzt oberen) Ende (nach Janse)

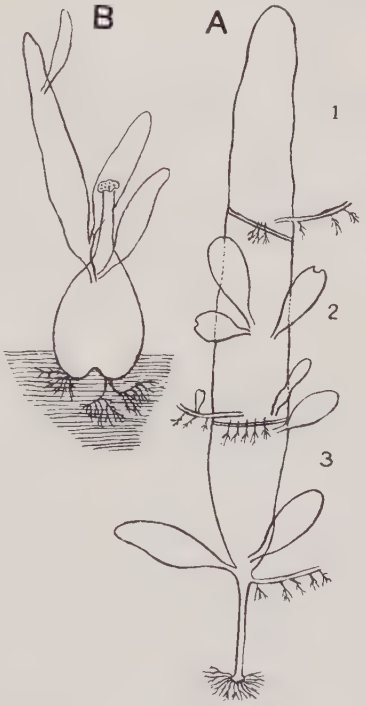


Fig. 320. *Caulerpa prolifera*; *A* das durch quer gerichtete Schnitte in drei Abteilungen (*1—3*) getrennte Pflänzchen mit Rhizom-, Rhizoid und Blattbildungen; *B* das umgekehrt eingesetzte Pflänzchen mit Wurzelbildung am (unteren) Scheitelpol und Blattbildung in der Nähe des (oberen) basalen Teils (nach Janse)

die Neubildungen bei *Caulerpa* in der Hauptsache in dieser Gegend stattfinden. Für gewöhnlich entstehen an der Basis die Rhizoide und in ihrer Nähe die Blätter, wenn diese allerdings auch weiter nach oben gebildet werden können. In der Wurzelbildung ist die Alge offenbar weniger beschränkt. Man kann drei Regionen an ihr

unterscheiden: das obere Drittel ist für die Blattbildung weniger geeignet, doch bilden sich an ihm Rhizome und Rhizoide wie in den beiden unteren Dritteln, die außerdem Blätter liefern (Fig. 320 *B*). Dabei liegen die Ursprungsstellen der Blätter über denen der Wurzeln. Diese Anordnung wird auch von der umgekehrten Pflanze beibehalten, indem ihre Blätter in der Nähe des Stieles entstehen (Fig. 320 *A*).

Insofern die Fähigkeit zur Wurzelbildung auch den oberen Teilen der Alge zukommt, entspricht das Verhalten der verkehrten Pflanze weniger einer „Umkehrung" der Polarität, man müßte denn das Verlegen der Rhizoide ganz an die Spitze (Fig. 319 und 320) so bewerten. Janse selbst bringt übrigens noch ein anderes Moment hinein, indem er ein großes Gewicht auf die in der Zelle vorhandene Plasmaströmung legt und insofern einen dem vorher (S. 489 und 502) besprochenen einigermaßen ähnlichen Standpunkt vertritt. Die Strömung ist bei *Caulerpa* nach dem Blattgrund gerichtet. Infolge dieses basipetalen Impulses ist nur ein „aktiver Teil", eben der basale vorhanden, an dem bei abgelösten Blättern die Neubildung der Rhizoide und Blätter erfolgt und zwar veranlaßt durch ein „Meristemplasma", welches dem polaren Einfluß gehorcht. Durch Verlagerung des Meristemplasmas (infolge der Verwundung) an bestimmte Stellen wird dort Veranlassung zu den Neubildungen gegeben, welche Auffassung einigermaßen an diejenige von der Wirkung der Wundreize und Hormone erinnert, mit der Polarität aber nicht mehr viel zu tun hat.

Janse überträgt seine Auffassung von der „Unipolarität" dieser ziemlich niederstehenden Pflanzen auch auf *Bryopsis* und möchte die an ihr gewonnenen Ergebnisse nicht als Umkehrung der Polarität betrachten. Auffallend ist das verschiedene Verhalten der beiden unverletzten Algenpflanzen (*Bryopsis* und *Caulerpa*) nach der Umkehrung, das notwendigerweise auf ihren inneren Strukturverhältnissen und darauf beruht, wie sie auf die äußeren Einflüsse reagieren. Innere und äußere Faktoren wirken jedenfalls zusammen und müssen zur Erklärung dieser Erscheinungen herangezogen werden, wovon später noch die Rede sein wird (Kap. 24 und 25).

Für das unter Umständen mit der Reparation verbundene Auftreten von Teilen des Pflanzenkörpers an Stellen, wohin sie nicht gehören, z. B. von Wurzeln am Scheitelpol oder Sprossen am Basalende brauchen auch die Botaniker gelegentlich die Bezeichnung Heteromorphosen. Eine ganze Anzahl dieser Erscheinungen lernten wir im Vorstehenden bei Behandlung der Beziehungen zwischen der Regeneration und Polarität kennen.

3. Heteromorphose bei Tieren

Das Wort soll zum Ausdruck bringen, daß anstelle gewöhnlich vorhandener Gebilde anders gestaltete auftreten, eine bei der Regeneration nicht seltene Erscheinung. Atypische Bildungen wurden

bereits in den beiden vorhergehenden Kapiteln behandelt und auf einige von ihnen, besonders auf die Homöosen, trifft obige Erklärung ebenfalls zu. Hier sollen unter dem Begriff Heteromorphose hauptsächlich diejenigen Erscheinungen behandelt werden, bei denen es sich um Abweichungen von der Polarität des Körpers handelt und bei denen ebenfalls in Form und Funktion (von den gewöhnlichen) abweichende Körperteile an Stellen auftreten, wohin sie nicht gehören.

Am auffallendsten wirkt die Erscheinung dann, wenn man es ähnlich wie bei den Pflanzen geradezu mit einer „Umkehrung der Polarität" zu tun hat, indem an dem entgegengesetzten Körperende die typische Gestalt des anderen Endes auftritt (Fig. 321—332). Dies sind die zwar schon früher bekannten, aber von J. Löb (1891 und 92) bewußt erzielten mit je einem Kopf an beiden Körperenden versehenen Tiere oder die mit zwei Schwänzen.

A. Coelenteraten

Nach Löbs älteren Versuchen sind die betreffenden Erscheinungen bei den mit einem großen Regenerationsvermögen ausgestatteten Coelenteraten, besonders den Hydroidpolypen gut bekannt. Eine wirkliche Umkehrung der Polarität läge dann vor, wenn es gelänge, am früheren Kopfende einen Schwanz und am Schwanzende einen Kopf zu erzielen, doch ist dies mit großen Schwierigkeiten verbunden. Immerhin läßt sich an einem aus dem Stamm des Hydroidpolypen *Antennularia* herausgeschnittenen und frei im Seewasser in umgekehrter Richtung aufgehängten Stück die Bildung eines Sprosses am basalen (jetzt oberen) Ende und die der Wurzeln am apikalen (jetzt unteren) Ende erzielen (Fig. 384). Dieses Verhalten stimmt also mit den vorher an den Pflanzen, etwa an den Weidenzweigen, Bryopsis usw. gemachten Beobachtungen überein.

Ein mit dem oralen Teil in den Sand gestecktes Stammstück von *Tubularia* bildete am freien (aboralen) Ende einen Polypen; wurde das Stück jedoch derartig befestigt, daß beide Enden frei vom Wasser umspült waren, so entstanden an beiden Polen, sowohl am oralen wie am aboralen Ende Polypen (Fig. 321). Außer der Fähigkeit, beim Verlust eines bestimmten Körperteils diesen in der alten Form wieder zu bilden, ist auch die andere vorhanden, ganz andersartige Teile als die verlorenen neu bilden zu können, wenn sie auch durch besondere äußere Bedingungen ausgelöst wird.

Nach den von E. J. Lund (1921—22) an Stammstücken von *Obelia* angestellten Versuchen vollzieht sich die Hydranthenbildung rascher am apikalen als am basalen Ende (Fig. 322). Bei diesem Hydroidpolypen konnte eine wirkliche Umkehrung der Polarität unter Einwirkung des elektrischen Stromes erzielt werden. Bei einer gewissen Stärke des Stromes entstanden am Anodenende Hydranthen und am Kathodenende Stolonen, ganz gleich, ob das apikale oder basale Ende in Betracht kam. Nach den durch zahlreiche Abbildungen erläuterten Angaben des Experimentators läßt

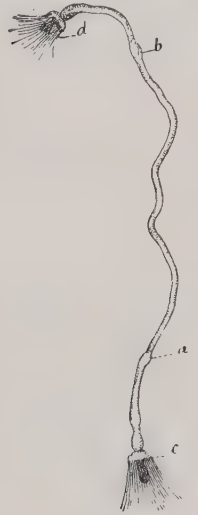


Fig. 321

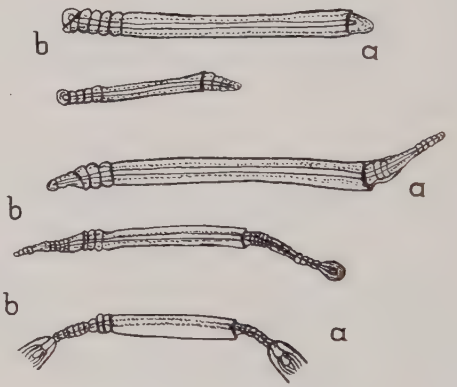


Fig. 322

Fig. 321. Ein aus der Mitte des Stammes herausgeschnittenes Stück (*a—b*) von *Tubularia mesembryanthemum* mit Köpfchenbildung (*c*, *d*) an den beiden Enden, *a—b* das alte Stück, *a—c* und *b—d* die Zuwachsstücke (nach J. Löb)

Fig. 322. Stammstück von *Obelia commissuralis* mit beginnender und fortschreitender Köpfchenbildung am apikalen (*a*) und basalen Ende (*b*) (nach E. J. Lund)

sich nicht daran zweifeln, daß sie das richtige treffen und daß tatsächlich eine Umkehrung der Polarität vorliegt.[1]).

Solche eigenartige, eine gelegentliche Aufhebung der Polarität zeigende Bildungen wie die hier angeführten, sind im Laufe der Zeit recht viele und zwar bei ganz verschiedenen Tierformen beschrieben

1) Auf die von Lund (1922 und 1925) vertretene Anschauung des Vorhandenseins einer elektrischen Energie in den Gewebszellen und demzufolge einer elektrischen Polarität, die mit der strukturellen und funktionellen Polarität im Zusammenhang steht, kann erst später eingegangen werden (Kap. 23 S. 635). Dort wird auch auf die von Lund (1921) angewendete Methode verwiesen.

worden, so daß hier nur einige von den charakteristischen ausgewählt werden können. Wie für die Pflanzen festzustellen war, daß bei den niederen Vertretern die Polarität ihres Körpers weniger scharf ausgeprägt und leichter zu beeinflussen ist, so war ähnliches von den Tieren zu erwarten. Dementsprechend zeigen sich die Coelenteraten geneigt, ihre Polarität verhältnismäßig leicht aufzugeben und nach Verletzung Bildungen an Körpergegenden auftreten zu lassen, wo sie normalerweise nicht hingehören.

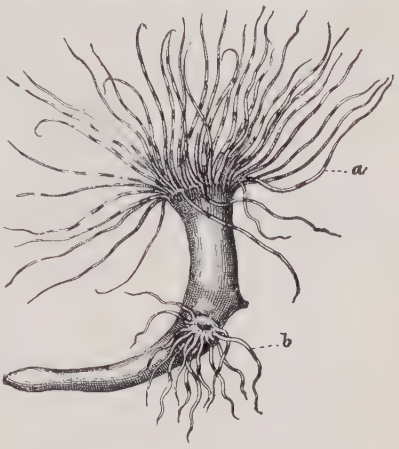


Fig. 323. *Cerianthus membranaceus* mit einer zweiten Mundöffnung an der Einschnittstelle; *a* Tentakeln an der natürlichen, *b* an der künstlichen Mundöffnung (nach J. Löb)

Schon bei Behandlung der Regulationsvorgänge war von der Neubildung einer zweiten, unweit der ersten gelegenen Mundöffnung bei *Cerianthus* die Rede (Fig. 196 bis 198 S. 347 nach C. M. Child). Derartige Bildungen hatte schon Löb durch Anlegen seitlicher Schnitte erzielt (Fig. 323). Beim queren Durchschneiden oder Zerlegen von Actinien in kleinere Teilstücke kommt es vor, daß heteromorphe Tiere mit zwei Tentakelkränzen entstehen (Fig. 324 *A* und *B*), die eine ähnliche Beschaffenheit haben wie die aus Teilstücken von Hydroidpolypen erzielten (Moszkowski, Carlgren). Im ganzen sind heteromorphe Actinien selten, doch wurden sie auch verschiedentlich im Freien gefunden. Carlgren, Moszkowski und Landauer (1924) berichten näheres darüber. — Bei Actinien wurden auch einzelne, mehr spezialisierte Teile des Körpers auf ihre Polarität geprüft und am Körper beschnittene, wie abgetrennte und in Stücke zerlegte Tentakel, die sieben bis acht Tage leben können, zeigen sich beim Wundverschluß und dem weiteren Verhalten als durchaus der Polarität entsprechend (H. W. Rand 1909).

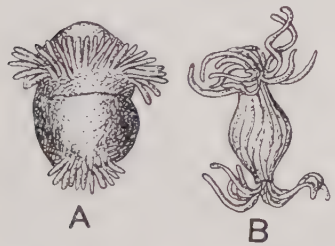


Fig. 324. Heteromorphose; *A Actinoloba dianthus*, *B Sagartia viduata* mit Tentakelkranz an beiden Enden (nach Moszkowski und Carlgren)

Die ungemein regenerationsfähigen Hydroidpolypen erwiesen sich auch bei den Versuchen zur Prüfung ihrer Polarität als besonders günstig, so daß eine große Anzahl von Versuchen auch in dieser Richtung an ihnen ausgeführt wurde. Die von Löb festgestellte Tatsache des Überwindens der Polarität von größeren oder kleineren Stammstücken infolge geeigneter Orientierung im Seewasser wurde durch das Auftreten von Wurzelausläufern und Köpfchen an Stellen, wohin sie nicht gehören, bestätigt (Cerfontaine, Gast u. Godlewski). Bei *Pennaria* z. B. entstanden Wurzelausläufer an apikalen Teilen, besonders an den freien Enden der Zweige, woraus dann ganze Wurzelgeflechte und aus diesen wieder Stämme und Zweige hervorgingen. An dem basalen Teil eines abgeschnittenen und frei aufgehängten Zweiges von *Pennaria* kann ebenso wie am apikalen Ende ein neues Köpfchen gebildet werden. Von den diese Neubildungen auslösenden Reizen wird noch in anderer Verbindung die Rede sein.

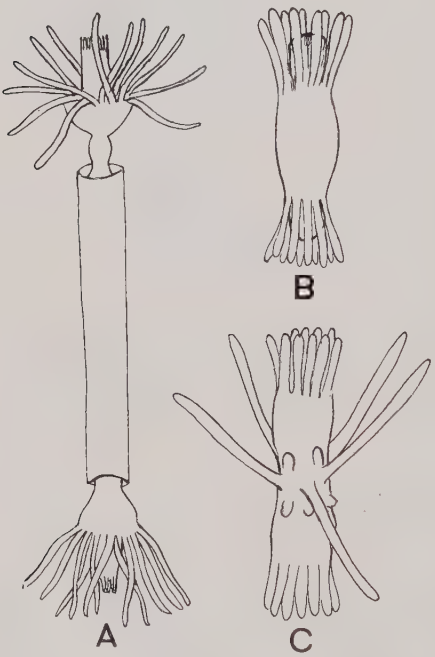


Fig. 325. *A* Köpfchenbildung am Ende des mit dem Hydranthen abgeschnittenen Stammstückes von *Tubularia crocea*, *B* und *C* heteromorphe Teilstücke mit Tentakelkränzen an beiden Enden von *Tubularia mesembryanthemum* (nach H. D. King und T. H. Morgan)

Von größerer Bedeutung als die Polarität erweist sich für die Neubildungen an herausgeschnittenen Stücken des Hydroidenstammes unter Umständen die Region, aus der sie herrühren (Stevens, Gast und Godlewski). Wie sich in dieser Beziehung die nach der Basis, Mitte oder der Spitze hin gelegenen Stammstücke verhalten, soll ebenfalls erst an anderer Stelle besprochen werden (Kap. 20 S. 21 und 25).

Vom Stamm abgelöste Einzelpolypen lassen sich nicht allzu schwer zu heteromorphen Bildungen bringen. Wird der Hydranth einer *Tubularia* mit einem kleinen Stammstück abgetrennt, so kann sich nach verhältnismäßig kurzer Zeit (in drei bis fünf Tagen) am basalen Ende ein neuer, mit allen zugehörigen Teilen ausgestatteter

Hydranth bilden (Fig. 325 *A* nach H. D. King). Das mit abgelöste Stammstück kann noch viel kürzer sein, wie die heteromorphe Ausbildung des sich erst entwickelnden, vom Stiel abgetrennten Köpfchens zeigt (Fig. 325 *B* und *C* nach T. H. Morgan). Die beiden Köpfchen sitzen hier dicht aneinander.

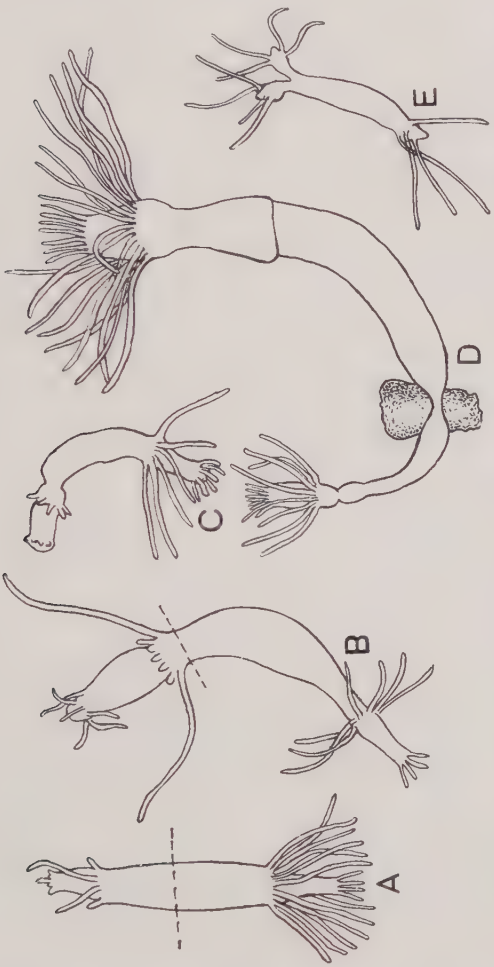


Fig. 326. *A* aus dem *Corymorpha*-Stamm herausgeschnittenes, verkehrt aufgestelltes und dann wieder umgekehrtes Teilstück mit zwei Köpfchen, *B* und *C* das heteromorphe Stück unter dem Tentakelkranz durchschnitten, am längeren Teilstück ein Köpfchen bildend (*C*), *D* heteromorphes (zweiköpfiges) Stück in Fortsetzung und beginnender Ein- bzw. Durchschnürung (nach H. B. Torrey). *E* Regulationstier von *Hydra* mit zwei Köpfchen am einen und einem dritten am anderen Ende (nach W. Költz)

Die Abweichung von der Polarität des Körpers ist in solchen Fällen eine ungemein stark hervortretende und kann dies auch noch nach anderer Richtung sein, wie die mit dem Solitärpolypen *Corymorpha* vorgenommenen Versuche ergaben (H. B. Torrey). Ein aus dem Stamm herausgeschnittenes und verkehrt aufgestelltes Stück bildet am oberen (basalen) Ende ein Köpfchen und ebenso am ent-

gegengesetzten (apikalen) Ende, wenn es umgedreht wird (Fig. 326 *A*). Zerschneidet man ein solches Stück in der Mitte, so werden von den Schnittflächen Wurzeln gebildet, was (an dem apikalen Schnittende) des oberen Stückes abermals eine Umkehrung der Polarität bedeutet.

Bei Schnittführung ganz in der Nähe des einen und weiterer Entfernung von dem anderen Hydranthen (Fig. 326 *B*) entsteht an dem längeren Teilstück ein neuer Hydranth, die Wurzelbildung unterbleibt also. Es ist anzunehmen, daß diese Köpfchenbildung (Fig. 326 *C*) durch die Polarität beeinflußt ist und die zweite aus der ersten hervorgehende heteromorphe Bildung dadurch ihre Erklärung findet.

Heteromorphe Stücke von einiger Länge suchen sich an der Unterlage zu befestigen (Fig. 326 *D*), was zur Bildung einer Einschnürung an dieser Stelle und schließlich zur Trennung in zwei selbständige Tiere, also zur Auflösung der vielleicht nur scheinbaren Individualität der „Heteromorphose“ führt. Eine gewisse Schwierigkeit in der Auffassung dieser Vorgänge besteht bei den knospenden Hydroidpolypen darin, daß Anlagen für die Knospen an der betreffenden Stelle vorhanden sein und zur Ausbildung gebracht werden können. Wenn bei *Hydra* nach Verletzung oder infolge von Regulationsvorgängen an das basale Ende eine Tentakelkrone mit Mundkegel zu liegen kommt (Fig. 326 *E*), so erscheint das Tier durchaus als Heteromorphose und ist seiner Entstehung nach doch nicht als solche aufzufassen, da es durch Verlagerung einer vorher seitlich stehenden Knospe entstanden sein kann und dieses Verhalten unter Umständen ebenfalls zur Trennung der in dieser Bildung enthaltenen Individuen führt.

B. Heteromorphose bei Planarien

Wie bei gewissen Pflanzen eine Neigung zum Überwinden der Polarität besteht, gilt dies auch für manche Tiere. Vorbedingung dafür ist das Vorhandensein einer weitgehenden Regenerationsfähigkeit. Diese fanden wir ähnlich wie bei den Hydroidpolypen auch bei den Planarien und wie jene lassen sie nicht selten neue Körperteile an Stellen entstehen, wohin sie nicht gehören. Zuweilen ergiebt sich daraus eine der Körperpolarität geradezu entgegengerichtete Stellung der neuen Teile (Fig. 327). Werden einer Planarie seitliche Schnitte beigebracht, so können diese zwar in der gewöhnlichen Weise heilen; ist die Wundheilung jedoch nicht so rasch zu bewerkstelligen, so kann ein Regenerationskegel und aus ihm ein neuer Kopf entstehen (Fig. 327 *A*). Liegt ein Einschnitt weiter vorn und ist auch der neugebildete Kopf nach vorn zu gerichtet, so ist die Abweichung von der Polarität weniger auffallend und könnte schwinden, wenn der alte Kopf wegfiele und der neue infolge von

Regulationsvorgängen für ihn einträte. Bei weiter nach hinten liegenden Einschnitten, über denen auch die neuentstehenden Köpfe nach hinten gerichtet sein können, tritt die Abweichung schon recht stark hervor, zumal wenn infolge besonderer Beschaffenheit der Wundfläche ein zwei- oder mehrfaches Regenerationszentrum entsteht und darüber Regenerationskegel gebildet werden, die eine

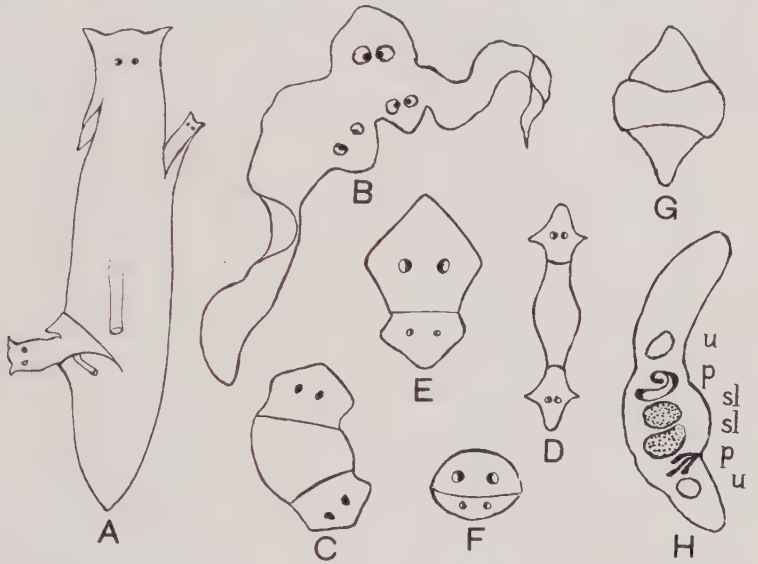


Fig. 327. Heteromorphose bei Planarien. *A* Bildung eines Schwanzes und zweier Köpfe nach seitlichen Einschnitten (nach W. Voigt); *B* Entstehung zweier Köpfe nach Spalten einer *Planaria torva* durch einen von hinten her in der Mittellinie geführten Schnitt (nach van Duyne); *C* kleines Teilstück von *Pl. maculata* mit Kopfbildung an der schrägen vorderen und hinteren Schnittfläche (nach Morgan); *D* kleines Teilstück von *Pl. maculata* mit vorderer und hinterer Kopfbildung (nach Child); *E* und *F* heteromorphe Kopfbildung an Kopfstücken von *Pl. maculata* und *Pl. lugubris* (nach Morgan); *G* kleines Teilstück aus dem vorderen Körperteil von *Pl. simplicissima* mit vorderer und hinterer Schwanzbildung (nach Morgan); *H* abgetrenntes Schwanzende einer geschlechtsreifen *Procerodes segmentata* mit nach vorn regeneriertem (heteromorphen) Schwanz und doppeltem (umgekehrten) Geschlechtsapparat, *p* Penis, *sl* Samenleiter, *u* Uterus (nach Steinmann)

verschiedenartige Ausbildung erfahren (Fig. 327 und 328). Wird z. B. durch einen tiefen Einschnitt am Hinterende das letztere stark zur Seite gedrängt, indem eine klaffende Wunde entsteht, so gibt dies zur Bildung mehrerer Regenerationskegel Veranlassung, woraus zwei seitlich gerichtete Köpfe und Auswüchse von vorläufig unbestimmtem Charakter entstehen (Fig. 328 *A*). Wenn durch einen etwas mehr nach vorn gelegenen Einschnitt und durch Auswachsen der Re-

generate ein neues Vorder- und Hinterende von erheblichem Umfang gebildet wurde, so kann durch entsprechende Verschiebung eine kreuzförmige Bildung zustande kommen, wie sie Fig. 328 *B* darstellt. Das sind ähnliche Gestalten, wie wir sie, wenn auch mit anderer Orientierung, als Doppel- und Mehrfachbildungen schon früher (S. 441ff.) kennen lernten.

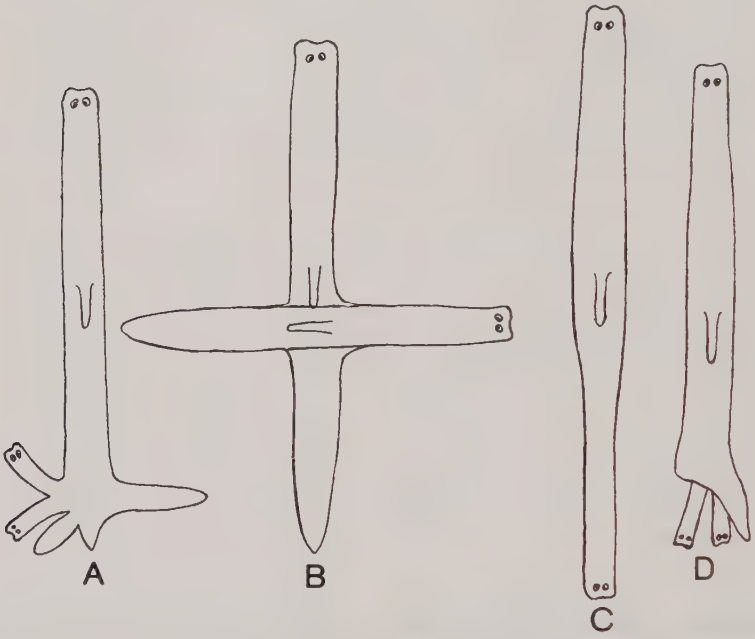


Fig. 328. *Planaria velata*; *A* Bildung zweier Köpfe und zweier unbestimmten Gebilde nach unvollständiger Abspaltung des Hinterendes, *B* Kreuzstellung nach Einschnitt hinter der Körpermitte, *C* und *D* polare Heteromorphose am Hinterende mit Bildung eines und zweier Köpfe (nach C. M. Child)

In bezug auf das Hauptstück der Polarität entgegengerichtete Köpfe und Schwänze sahen wir auftreten, wenn eine tiefgehende Spaltung vom Hinter- oder Vorderende aus vorgenommen wird (Fig. 266—270 S. 441 u. Fig. 327 B). Fraglich erscheint es nun in solchen Fällen, welchen Einfluß die Spalthälften ausüben und inwiefern die Neubildung mehr auf diese als auf das (noch ungeteilte) Hauptstück zu beziehen ist. Im letzteren Fall ist die Abwendung von der Polarität des ganzen Körpers eine sehr ausgesprochene, im anderen Fall hingegen weit geringer, ja sie kann sogar in normale Verhältnisse übergehen, indem die Neubildung mit dem entsprechenden Teil des alten Körpers ein einheitliches Ganzes bildet, sich von dem übrigen löst und dadurch eine eigene Individualität gewinnt.

Solche und ähnliche Versuche sind von Van Duyne, Morgan, W. Voigt, Bardeen, Child, Stevens, Steinmann, P. Lang ausgeführt und neuerdings wieder von W. Goetsch (1921 und 1923) und E. Keil (1924) aufgenommen worden.

Polare Heteromorphosen im eigentlichen Sinne d. h. Tiere mit gleichartiger Ausbildung der beiden entgegengesetzten Enden, können infolge von Verletzungen der hinteren Körperpartie auftreten, sei es, daß mehrere Neubildungen erscheinen oder nur eine zustande kommt (Fig. 264), in welchem Fall die „polare Heteromorphose" am reinsten hervortritt (Fig. 328 C). Diese kann auch auf andere Weise, freilich an recht unvollkommenen Stücken erzielt werden, was darauf beruht, daß Stücke aus gewissen Körpergegenden nicht voll regenerationsfähig sind. Kleine Stücke, die quer oder schräg vor der Pharynxregion aus dem Körper einer Planarie herausgeschnitten werden,

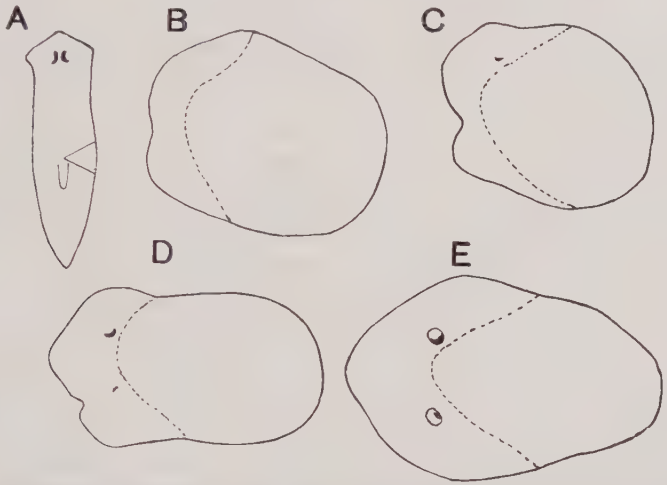


Fig. 329. *Planaria maculata; A* ein dreieckiges Stück seitlich herausgeschnitten, *B–E* Neubildung des Kopfes über dem spitzen Winkel des Stückes in vertikaler Richtung zur normalen Kopfstellung: 3, 5, 7 und 14 Tage nach der Operation (nach Olmsted 1918)

bilden sowohl an der vorderen wie hinteren Schnittfläche einen Kopf. Allerdings können kleine (etwa seitlich aus dem Körper in dreieckiger Form herausgeschnittene) Stücke bei der Wiederherstellung die Polarität ziemlich einhalten, wenn nicht Gestalt und Lage der Teilstücke dies verbietet und den neuen Kopf im rechten Winkel zur früheren Längsachse gestellt zeigen (Fig. 329, Olmsted 1918).

Die Wahrscheinlichkeit für die Bildung einer polaren Heteromorphose dürfte zunehmen, je weiter nach vorn gegen den Kopf hin das kleine Teilstück entnommen wird, denn Kopfstücke, die dicht hinter den Augen abgeschnitten werden, sind überhaupt nicht mehr in der Lage, die nach hinten liegenden Teile zu liefern.

Vielmehr entsteht an solchen kleinen Kopfstücken über der Wundfläche ebenfalls ein neuer Kopf, so daß jene von Morgan erzielten höchst merkwürdigen Bildungen zustande kommen, die nur aus zwei dicht aneinander sitzenden Köpfen bestehen (Fig. 327, Morgan, Child, Keiller, Lang, Goetsch).

Natürlich werden derartige Monstra nicht für lebensfähig gehalten, aber da selbst solchen Teilstücken eine ziemliche Widerstandsfähigkeit eigen ist, vermögen sie sich doch so lange zu halten, bis durch eine Art Regenerationskegel ein Auswachsen nach hinten und sogar die Bildung eines neuen Pharynx erfolgt (P. Lang). Dabei geht der heteromorphe Kopf allmählich zurück und wenn die Regulation weiter fortschreitet, erscheint es nicht ausgeschlossen, daß auf diesem Wege schließlich die Bildung eines ernährungs- und lebensfähigen Wurmes zustande kommt. Eine spätere Regulation ermöglicht also, was zunächst an der Wundfläche nicht durchführbar war, nämlich die Herstellung von weiter nach hinten gelegenen Teilen und Organen. Es ist auffällig, daß die vordersten Körperpartien in so geringem Maße zur Lieferung der nach hinten folgenden, wohl aber der vorhergehenden Teile (in Form der heteromorphen Kopfbildung) befähigt sind.

Die Fähigkeit zur heteromorphen Kopfbildung kommt ebensowohl den hinteren Partien des Planarienkörpers zu, wie wir sahen. Diese neigen jedoch auch zur heteromorphen Schwanzbildung. Kleine aus der hinteren Körperregion herausgeschnittene Teilstücke lassen sowohl nach vorn wie nach hinten einen Schwanz entstehen, setzen sich also in der Hauptsache aus zwei Schwänzen, wie jene aus zwei Köpfen zusammen. Ebenso bilden abgetrennte Schwanzenden nach vorn einen zweiten Schwanz. An einem solchen Stück von *Procerodes segmentata* stellte Steinmann das Vorhandensein eines zweiten Geschlechtsapparates in umgekehrter Lage fest (Fig. 327 *H*).

C. Heteromorphose bei Anneliden

Obwohl manchen Ringelwürmern ein sehr weitgehendes Regenerationsvermögen zukommt, es sei an *Lumbriculus* und *Ctenodrilus* erinnert (Kap. 5 und 6 S. 169 und 189), so zeigen sie doch nicht die Umbildungs- und Veränderungsmöglichkeiten ihres Körpers, die wir bei den Planarien ebenso wie bei den Coelenteraten kennen lernten. Daher ist es erklärlich, daß auch die Heteromorphose bei ihnen seltener angetroffen wird. Immerhin wurde eine Reihe von Erscheinungen bei verschiedenen Anneliden beobachtet, die ohne Zweifel als echte und sogar ausgesprochen „polare Heteromorphose" zu bewerten sind.

Atypische Bildungsvorgänge sind bei der Regeneration der Anneliden eine häufige Erscheinung, die wir als mangelhafte Ausbildung, Verschieben und Fehlen von Segmenten, sowie als Doppel-

und Mehrfachbildung am Vorder- und Hinterende kennen lernten (Kap. 15 S. 408, 439 und 447). Wenn dabei die neuen Gebilde an Stellen auftreten, wo sie nicht hingehören, sprach man von Heteromorphose, wie z. B. in dem Fall der von Caullery und Mesnil beschriebenen *Dodecaceria*, deren zweites Hinterende ungewöhnlich weit vorn ansitzt und infolge starker Umgestaltung der verbindenden Teile auch nach vorn gerichtet erscheint. Trotzdem wird man derartige Abnormitäten nur als Doppelbildungen mit beträchtlicher Verbildung des Stammes anzusehen haben. Obwohl die Fähigkeit des Annelidenkörpers, nach vorn hin neue Teile zu regenerieren, in gewisser Weise beschränkt ist, wie schon früher (S. 168 und 407) gezeigt wurde, so ist dennoch gelegentlich die Bildung segmentierter Regenerate von der vorderen Schnittfläche aus zu beobachten. Derartige Bildungen wurden bereits von Spallanzani gesehen und sind als heteromorphe Schwänze aufzufassen (Morgan, Dimon).

Teilstücke aus der Körpermitte der Lumbriciden, welche die Fähigkeit zum Ersatz des verlorenen Hinterendes in vollem Maß, nicht aber diejenige zur Neubildung des Vorderendes besitzen, können sowohl nach vorn wie nach hinten Regenerationskegel und aus diesen lange Regenerate bilden (Fig. 330 *A*), die sich nach Gestalt und Struktur beide als Schwanzenden erweisen. Es ist also von dem Teilstück ein normal gelegener und ein der Polarität entgegen gerichteter Schwanz gebildet worden. Gelegentlich kann es sogar zur Ausbildung zweier dicht aneinander gelegenen Schwänze am Vorderende des Teilstücks kommen, so daß dieses mit drei Hinterenden ausgestattet ist (Fig. 264 S. 438, Korschelt). Heteromorphe Schwänze sind auch sonst gelegentlich bei Regenerations- und Transplantationsversuchen an Lumbriciden beobachtet worden (Michel, Rabes). Janda (1926) beschreibt einen solchen inmitten von zwei Köpfen gelegenen heteromorphen Schwanz von *Criodrilus lacuum* (Fig. 274 S. 447).

Wie bei den Terrikolen lassen sich auch bei den limikolen Oligochaeten heteromorphe Bildungen auf experimentellem Wege erzielen, indem wie bei jenen kopf- und schwanzlose Teilstücke sowohl nach vorn, wie nach hinten hin einen Schwanz zu bilden vermögen (Fig. 330 *B*). Das gleiche gilt für Teilstücke von *Lumbriculus*, die nur aus zwei Segmenten bestehen (Fig. 330 *C*) und ebenso konnte an einem Schwanzstück die Bildung eines kurzen mit Aftersegment versehenen Hinterendes beobachtet werden (Fig. 330 *D*, C. Müller).

Die mit zwei Schwanzenden versehenen Teilstücke von Regenwürmern lassen sich monatelang am Leben erhalten und auch das zuletzt genannte Teilstück von *Lumbriculus* lebte zwei Monate,

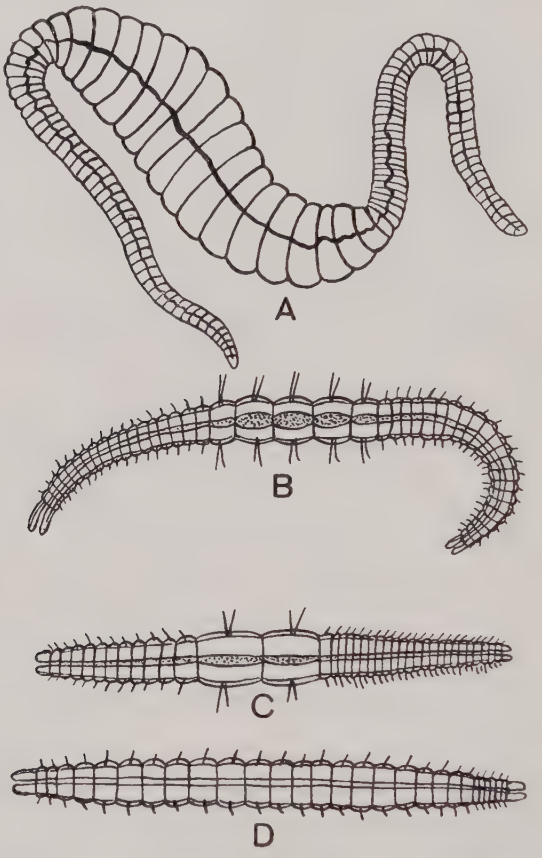


Fig. 330. *A* Teilstück aus der Körpermitte von *Lumbricus rubellus* mit vorderem und hinterem Schwanzregenerat, *B—D Lumbriculus variegatus*, *B* fünfsegmentiges Teilstück mit vorderem und hinterem Schwanzregenerat, *C* ebenso zweisegmentiges Teilstück, *D* abgetrenntes Schwanzstück mit kleinen neugebildeten Segmenten am Hinterende und (heteromorpher) aus drei Segmenten bestehender Schwanzbildung am Vorderende (nach Korschelt und C. Müller)

aber natürlich sind solche heteromorphe Stücke auf die Dauer nicht lebensfähig. Insofern ist ein aus zehn Segmenten bestehendes Schwanzende von *Ctenodrilus* bemerkenswert, das einen heteromorphen Schwanz und an der Verbindungstelle einen Kopf gebildet hat (Fig. 331). Wenn die Wiederherstellung in richtiger Weise

erfolgt, besteht die Möglichkeit der Ernährung und des Weiterbildens eines solchen regenerierten Stückes. Außerdem könnten später eintretende Regulationen dazu beitragen, ähnlich wie dies für die Planarien festgestellt wurde.

Das Verhalten des heteromorphen Schwanzstückes von *Ctenodrilus* erinnert sehr an die von Joest und mir durch Vereinigen von zwei Schwanzstücken hergestellten doppelschwänzigen Regenwürmer, bei denen ebenfalls in dem Bestreben, die natürlichen Verhältnisse nach Möglichkeit wieder einzurichten, an der Vereinigungsstelle die Bildung eines oder zweier Köpfe erfolgte.

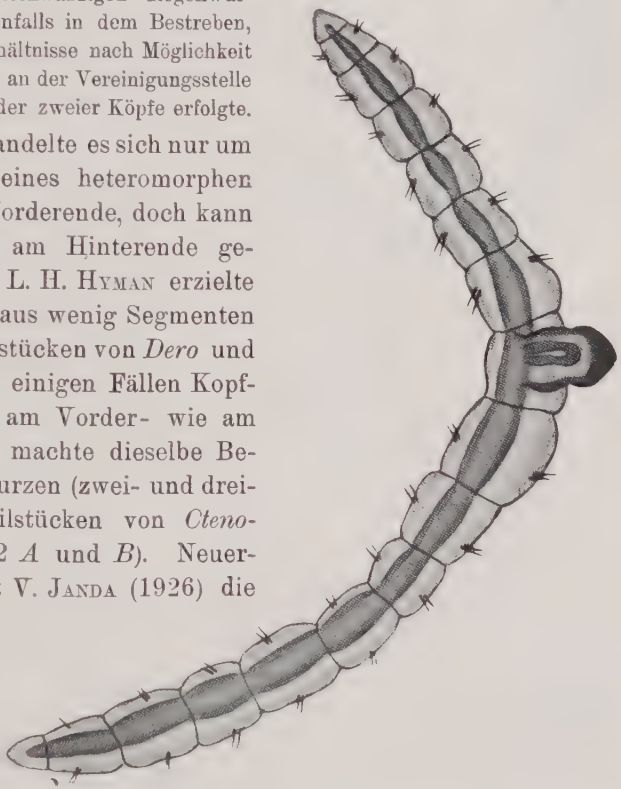


Fig. 331. *Ctenodrilus monostylos*; aus zehn Segmenten bestehendes Schwanzstück mit heteromorphem Schwanz und Kopfbildung an der Verbindungsstelle (E. Korschelt 1919)

Bis jetzt handelte es sich nur um die Entstehung eines heteromorphen Schwanzes am Vorderende, doch kann auch ein Kopf am Hinterende gebildet werden. L. H. Hyman erzielte an kurzen, nur aus wenig Segmenten bestehenden Teilstücken von *Dero* und *Lumbriculus* in einigen Fällen Kopfbildung sowohl am Vorder- wie am Hinterende; ich machte dieselbe Beobachtung an kurzen (zwei- und dreisegmentigen Teilstücken von *Ctenodrilus* (Fig. 332 *A* und *B*). Neuerdings beschreibt V. Janda (1926) die Bildung eines aus nicht weniger als sechszehn Segmenten bestehenden Vorderendes mit Kopf, das aus dem nur zweiundzwanzig Segmente zählenden Kopfstück eines *Criodrilus lacuum* hervorgewachsen war (Fig. 274 S. 447). Nach Jandas Angabe war es völlig normal, was auch aus dem bemerkenswerten Verhalten hervorgeht, daß es an der Verbindungsstelle abgeschnitten einen neuen Schwanz lieferte.

Heteromorphe Kopfbildung ließ sich an Lumbriciden, freilich auf andere Weise, nämlich durch Transplantation erzielen, indem zwei Schwanzstücke in ent-

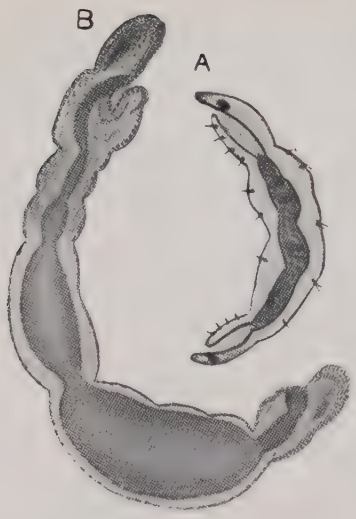


Fig. 332. *A Dero limosa*; ein aus wenigen Segmenten bestehendes Teilstück mit Kopfbildung am Vorder- und Hinterende, *B* dasselbe an einem zweisegmentigen Stück von *Ctenodrilus monostylos* (nach L. H. Hyman 1916 und E. Korschelt 1919)

gegengesetzter Richtung (mit den Oralpolen) vereinigt wurden und nach Ablösen des einen (bis auf wenige Segmente) an der Wundfläche nicht ein neuer Schwanz, sondern (anscheinend unter dem Einfluß des größeren Stückes) ein Kopf entstand (Hazen, Ruttloff). Dieser am Hinterende des aufgepfropften und größtenteils abgetrennten einen Schwanzendes gebildete Kopf stellt somit eine heteromorphe Bildung dar. Auf die Bedeutung des Vorgangs kann erst im zweiten Teil dieses Buches genauer eingegangen werden.

D. Heteromorphose bei anderen, besonders höherstehenden Tieren

Polare Heteromorphosen im Sinn der von den Würmern besprochenen Erscheinungen, daß der Verlust von Teilen des Körperstammes zu einer Ergänzung in entgegengesetzter Richtung führt, scheinen bei den Arthropoden nicht mehr vorzukommen. Wie wir schon früher hörten (Kap. 5 S. 153), sind es bei Larven oder niederstehenden Insekten höchstens einige Segmente des Körperendes, die bei diesen hochdifferenzierten Tieren neu gebildet werden können. Bei den Pantopoden kann zwar der zwischen dem zweiten und dritten Beinpaare durchschnittene Körper ein gegliedertes Regenerat zustande bringen, ob es sich dabei jedoch um einen Ersatz des Hinterkörpers oder nur um eine unregelmäßig gestaltete Extremität handelt, ist kaum zu entscheiden. Das ganze macht mehr den Eindruck einer Kümmerbildung und ist eher als unvollständige Regeneration und wohl kaum, wie es geschah, als Heteromorphose aufzufassen.

Die durch Vereinigung in umgekehrter Richtung erzielten Puppen und Schmetterlinge sind den ebenso gewonnenen, wie polare Heteromorphosen erscheinenden Pfropfungen der Anneliden vergleichbar und können erst später behandelt werden (2. Band Transplantation).

Von dem gewöhnlich als Heteromorphose bezeichneten, bei den Gliedertieren ziemlich häufigen Ersatz von einzelnen Körperteilen, besonders Gliedmaßen durch andere war in dem vorhergehenden Kapitel (Homöosis) bereits eingehend die Rede.

Bei den Weichtieren wird man infolge ihres im ganzen wenig entwickelten Regenerationsvermögens irgendwie hervortretende Heteromorphosen kaum erwarten dürfen, obwohl ihr Vorkommen gewiß nicht als unmöglich anzunehmen ist.

Den Bryozoen hat man Heteromorphose insofern zugeschrieben, als beim Abtrennen von Teilen des Stockes die Neubildung von Polypiden nicht nur am apikalen sondern auch am basalen Ende erfolgt. Die dabei stattfindenden Entwicklungsvorgänge sind nach F. Otto (1921) in beiden Fällen dieselben und führen zur Polypidbildung, so daß am Basalpol etwas anderes als das Verlorene entsteht, somit eine Heteromorphose vorliegt. Bei knospenden Tieren ist freilich zu bedenken, daß Anlagen oder Materialien für die Knospenbildung vorhanden sind und bei den stattfindenden Regulationsvorgängen leicht eine Verschiebung erfahren können.

Bei den Echinodermen ist zwar von Heteromorphose die Rede (Schapiro 1914), aber die ganzen Bauverhältnisse dieser Radiärtiere erschweren die Entscheidung darüber, ob es sich nur um Mehrfachbildungen oder wirkliche Heteromorphosen handelt. Wenn aus einem verletzten Arm (nicht aus der Scheibe) ein neuer Arm hervorsproßt oder deren mehrere, so daß der Eindruck einer ganzen Scheibenbildung mit den zugehörigen Armen erweckt wird (Fig. 297 S. 469), so konnte dieser Vorgang als Bildung entgegengesetzt gerichteter Teile und somit als Heteromorphose aufgefaßt werden.

Die Tunicaten gehören zu den Tieren, an denen Löb bei seinen ersten Versuchen die Polarität prüfte, obwohl „polare Heteromorphose“ bei diesen an ausgewachsenen Seescheiden angestellten Versuchen nicht in Frage kam. Dafür würden sich die geschwänzten Formen besser eignen, wenn sich nicht bei ihnen aus der pelagischen Lebensweise der Appendicularien und der kurzen Entwicklungsdauer der Ascidienlarven Schwierigkeiten ergäben. Bei *Ciona intestinalis* erzielte Löb durch Anlegen eines quergerichteten Schnittes unterhalb der Einströmungsöffnung insofern eine heteromorphe Bildung, als um die Schnittöffnung Augenflecke auftraten, wie sie den Rand der natürlichen Einströmungsöffnung umgeben (Fig. 333 *A*). Außerdem wächst die künstliche Öffnung durch Erheben ihres Randes zu einer Röhre aus (Fig. 333 *B*), die ebenso lang und länger als der gewöhnliche Ingestionssipho werden kann. Derartige Röhren lassen sich durch Anbringen von Schnitten an verschiedenen Stellen des Körpers hervorrufen.

Eine Umkehrung der Polarität sah Driesch in dem bei seinen Regenerationsversuchen an *Clavelina* festgestellten Verhalten, wonach es bei dem (früher Kap. 13 S. 368 geschilderten) Auffrischungsprozeß dieser Ascidien an ihnen zum Hervorsprossen eines Stolo und daran zur Ausbildung einer polar umgekehrten Knospe bzw. Ascidie kommt. Insofern es sich hierbei ebenfalls um Tiere handelt, die sich durch Knospung vermehren, drängen sich wieder die schon vorher für die Hydroidpolypen und Bryozoen geäußerten Bedenken auf.

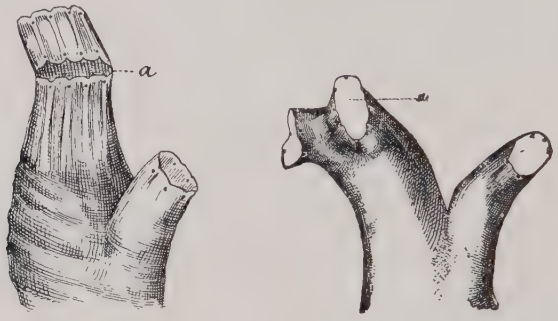


Fig. 333. *Ciona intestinalis*; *A* Einschnitt unter der Ingestionsöffnung bei *a*, *B* nach Verlauf einiger Wochen mit der neu gebildeten neben der alten Röhre, rechts in beiden Bildern der Egestionssipho (nach J. Löb)

Bei den Vertebraten wird man wirkliche polare Heteromorphose kaum erwarten, doch hat man als solche die gelegentlich an seitlichen Einschnitten (in den Schwanz) der Amphibienlarven hervorwachsenden, entgegengesetzt gerichteten Schwanzspitzen aufgefaßt. Als heteromorphe Bildungen hat man auch die an den teilweise abgeschnittenen Fischflossen entstehenden, zuweilen recht abweichend gestalteten Regenerate angesehen (J. Nusbaum). Jedoch ist dabei zu beachten, daß die Art der Verletzung und der bedeutende Umfang der verlorenen Teile nicht ohne weiteres die Herstellung der richtigen Flossenform gestatten und diese dann erst infolge einer allmählichen Umarbeitung und Umgestaltung erlangt wird.

Nicht unerwähnt bleiben sollen die auf dem Wege der embryonalen Transplantation zustande gekommenen Vereinigungen verschieden gerichteter Teilstücke von Amphibienlarven, die zu einer gewissen Einheit verbunden sind und sich weiter entwickeln können, also eine gewisse, wenn auch naturgemäß ziemlich beschränkte Lebensfähigkeit zeigen. Von ihnen wird später noch die Rede sein.

E. Polarität und Heteromorphose.

Wenn bei den Organismen eine Umkehrung ihrer Körperpolarität erfolgt, bei den Pflanzen Wurzeln entstehen, wo Sprosse gebildet werden sollten und umgekehrt oder bei den Tieren an Stelle

des Kopfes ein Schwanz auftritt und für den Schwanz ein Kopf, so müssen diese höchst überraschenden Vorgänge entweder durch innere, d. h. in der Organisation begründete oder durch äußere Ursachen hervorgerufen werden. Bei den Pflanzen war man geneigt, ihre Polarität auf die Struktur der sie zusammensetzenden Zellen, sowie auf die wohl damit mehr oder weniger im Zusammenhang stehenden Strömungen innerhalb des Pflanzenkörpers zurückzuführen. Äußere Faktoren wie Änderung der Stellung und Schwerkraftwirkung, Licht, Feuchtigkeit usw. vermögen auf die inneren einzuwirken und in Verbindung mit ihnen unter Umständen eine Abweichung von der Polarität herbeizuführen.

Dieselbe Möglichkeit für die Auffassung der Polarität besteht auch bei den Tieren; nur sind bei ihnen die Zellverbindungen und Gewebe weniger übersichtlich, auch labiler als bei den Pflanzen, wodurch ihre Beurteilung gegenüber diesen erschwert wird. Schließlich muß aber die Polarität mit der Körperstruktur im Zusammenhang stehen und in der Hauptsache von ihr abhängen. Sie bringt es mit sich, daß im allgemeinen beim Verlust von Körperteilen solche neugebildet werden, die den alten, verlorenen in Form und Struktur ungefähr gleichen und sich dementsprechend auch der Polarität des Körpers einfügen. Dies geschieht gewöhnlich. Sind die Neubildungen (als Heteromorphosen) gänzlich abweichend, so ist der Anlaß zu ihrer Hervorbringung dennoch derselbe, nämlich der von außen kommende Eingriff, die Verletzung, bezüglich deren in beiden Fällen, d. h. bei normaler Regeneration und Heteromorphose anscheinend kein wahrnehmbarer Unterschied besteht.

Wie ist es möglich, daß ohne jeden besonderen Anlaß plötzlich ganz andersartige, sonst entgegengesetzt liegende Teile gebildet werden? Natürlich wurde versucht, für die unerwartete und höchst auffallende Erscheinung eine Erklärung zu finden, doch läßt sich nicht behaupten, daß dies bisher geglückt sei. Ähnlich wie bei den Pflanzen wurde in Abrede gestellt, daß überhaupt eine Umkehrung der Polarität vorliege und zwar deshalb, weil sich die Neubildung an einer indifferenten Zellenmasse, nicht an einem Gewebe mit polarer Differenzierung vollzieht (M. Nussbaum). Danach gelten die Zellen des Bildungsgewebes, aus denen der Regenerationskegel hervorgeht, als nicht polar differenziert, sondern sie werden es erst unter dem Einfluß der auf sie wirkenden, besonders äußeren Bedingungen. Die Möglichkeit, daß es sich so verhalten kann, besteht zwar, aber beweisen wird sie sich kaum lassen und überdies folgt

das Bildungsgewebe alsbald den von der Körperstruktur vorgezeichneten und besonders durch die nähere Umgebung beeinflußten Bahnen, wie der Verlauf der normalen Regeneration zeigt. Diese Beeinflussung wird bei der Heteromorphose augenscheinlich aufgehoben, die Neubildung erfolgt in anderer, polar entgegengesetzter Richtung und die Umkehr der Polarität ist also tatsächlich vorhanden.

Um ein besseres Verständnis der Polaritätserscheinungen zu gewinnen, unterschied Driesch eine Struktur- und Faktorenpolarität, wobei die erstere von Bedeutung für die Richtung ist, in welcher die formbildenden Faktoren wirken. Diese und zwar in der Hauptsache innere Faktoren betätigen sich in einer bestimmten Richtung, wobei die Faktorenpolarität leichter umkehrbar ist als die Strukturpolarität. Die letztere fällt bis zu einem gewissen Grad mit der primären und sekundären Heteromorphose von Child zusammen, die auf den vor und nach der Abtrennung des betreffenden Teilstückes wirkenden Ursachen beruhen sollen.

Wenn von den an verschiedenen Stellen vorhandenen Potenzen zur Erzeugung solcher Gebilde die Rede ist, die nicht an die betreffenden Stelle gehören, also von Schwänzen am Vorderende und Köpfen am Hinterende, so ist dies nur eine Umschreibung, keine Erklärung der Tatsachen. Anders steht es schon mit der graduellen Abstufung der Fähigkeit zur Bildung gewisser Teile an verschiedenen Körperstellen. Wenn der Stamm einer *Tubularia* als „totipotent" angesehen wird und sein Bildungsmaterial an irgendeinem Punkt einen Polypen hervorzubringen vermag, so ist doch die Neigung dazu größer am oralen als am aboralen Ende. Es zeigt sich eine Abstufung nach bestimmter Richtung und diese „Abstufung (Gradation) ist die Polarität, auf deren Grundlage sich die Bildungsvorgänge vollziehen" (Morgan). Die Verteilung der „Potenzen" am Tierkörper wird von Przibram (1920) zu einer Art mechanischem System ausgearbeitet, zu einem Mechanismus, der je nach der Verteilung der Potenzen und ihrem Vorhandensein oder Fehlen in gewissen Regionen die Möglichkeit oder Unmöglichkeit zum Hervorbringen der von ihnen abhängenden Teile in jenen Körperpartien gestattet.

Außer der „graduellen Schichtung" der Stoffe im Körper schrieb Morgan auch den „Spannungsbeziehungen" zwischen den Geweben eine besondere Bedeutung für die Polarität zu, wobei er hauptsächlich von der Oberflächenspannung ausging. Nach seiner Auffassung hat „die Schichtung der Substanzen, welche die Polarität bedingt, eine tiefere dynamische Bedeutung, indem die Zug- und

Druckmomente, die aus dieser Schichtung folgen, diejenigen Kräfte darstellen, welche die chemischen Vorgänge, die zur Differenzierung führen, veranlassen oder wenigstens regulieren". Danach wäre die Polarität nichts anderes als „der Ausdruck gewisser Spannungen".

Eine Polarität des Körpers in physiologischer Hinsicht, die ähnlich, wie schon vorher besprochen, auf Strukturdifferenzen beruhen dürfte, gibt sich in dem verschiedenen Verhalten der einzelnen Regionen, so des Vorder- und Hinterendes oder der Körpermitte gegen Reizwirkungen zu erkennen (C. M. Child). Auch die Stoffwechselvorgänge, der Sauerstoffverbrauch usw. sind von verschiedener Intensität in den einzelnen Körperregionen, besonders am Vorder- und Hinterende von Platt- und Ringelwürmern, aber auch bei den Coelenteraten bestehen ähnliche Verhältnisse. Obwohl auf diese Erscheinungen erst später eingegangen werden kann (Kap. 23), muß schon hier darauf verwiesen und bemerkt werden, daß sich auch in dieser Hinsicht eine Beeinflussung der Polarität als möglich erweist. Eine solche wurde von E. J. Lund (1921/22) auf anderem Wege, nämlich mittelst des elektrischen Stromes an Hydroidpolypen versucht und führte zu der schon früher (S. 512) erwähnten Umkehrung der Körperpolarität. Inwiefern auch dabei wie bei anderen knospenbildenden Tieren das Vorhandensein indifferenter Bildungsherde eine Rolle spielt, muß dahingestellt bleiben.

Die Beziehungen der Stoffwechselvorgänge zu der Polarität des Körpers erinnert an die bei den Pflanzen bestehenden Verhältnisse, hat man doch bei ihnen den Nährstoffströmen eine große Bedeutung zugeschrieben. Strömungen wollte man auch bei den Tieren in Verbindung mit den sogenannten organbildenden oder formbildenden Stoffen bis zu einem gewissen Grade für die Art der Neubildungen verantwortlich machen. Die organbildenden Stoffe, die man zumal bei den Pflanzen finden wollte, sollten je nach Bedarf an die Stellen hingeführt werden, wo sie notwendig sind und zur Entstehung neuer Gebilde Veranlassung geben; so hat man sie auch zur Erklärung der Heteromorphosen herangezogen. Die Methode ist sehr einfach, nur kennen wir die Stoffe selbst nicht und wo man sie zu finden glaubte, haben sie der Kritik nicht stand gehalten. Einstweilen ist damit bei den Tieren nicht viel anzufangen, wenn auch die Lehre von den Hormonwirkungen geeignet erscheint, die Annahme derartiger Stoffe und Ströme im Tierkörper zu stärken (Kap. 24 S. 669ff.).

18. Kapitel

Atavismus in der Regeneration

Die in den vorhergehenden Kapiteln besprochenen Erscheinungen der atypischen Regeneration führten verschiedentlich zu der Vermutung, daß die unvollständigen, übertriebenen oder an unrichtiger Stelle auftretenden Bildungen möglicherweise atavistischer Natur sein könnten. Bei einigen dieser Erscheinungen liegt eine derartige Annahme in der Tat nahe und taucht immer wieder auf, trotzdem sie wiederholt in sehr entschiedener Weise zurückgewiesen wurde. Vorwiegend war es die Regeneration der Extremitäten der Arthropoden und Vertebraten mit der von der Norm abweichenden, zu großen oder zu geringen Gliederzahl, in der man atavistiche Züge finden wollte, aber auch andere Erscheinungen sind in dieser Richtung gedeutet worden.

1. Atavistische Züge in der Extremitäten-Regeneration der Arthropoden

Bei der Homöosis der Arthropoden ließe sich denken, daß höher differenzierte Gliedmaßen durch einfachere und ursprünglichere ersetzt würden, sei es, daß dies im Verlauf der Entwicklungsvorgänge begründet ist (Przibram 1920) oder aber trotz alledem in der Herkunft der betreffenden Körperanhänge gesucht werden muß. In manchen Fällen erfolgt tatsächlich ein Ersatz durch einfachere Gebilde, doch kann ebensowohl das umgekehrte geschehen (Kap. 16 S. 474), abgesehen davon, daß die Entscheidung über die Differenzierungshöhe eines Organs unter Umständen nicht leicht zu treffen und bis zu einem gewissen Grad Auffassungssache ist.

Auffallend und vielfach als beweisend angesehen worden, ist jenes Verhalten der Insektenfüße, die bei der Regeneration anstatt der gewöhnlichen höheren die geringere Gliederzahl primitiverer Formen zeigen. Bekannte Beispiele dafür bieten die von Bordage untersuchten fünfgliedrigen Füße der Orthopteren (Blattiden, Mantiden

und Phasmiden), die bei der Reparation viergliedrig ausfallen (Fig. 334). Das wurde als Rückkehr zu dem Verhalten primitiver Formen wie den Thysanuren gedeutet, die viergliedrige Tarsen besitzen. In dem Auftreten früherer phylogenetischer Zustände sah Giard gewissermaßen eine Abkürzung der Entwicklung, eine „hypotypische Regeneration".

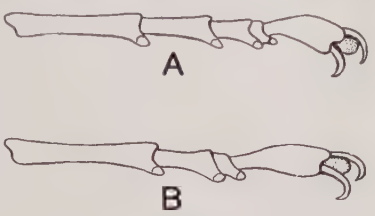


Fig. 334. *A* normaler, *B* regenerierter Fuß einer Phasmide, *Monandroptera inuncans* mit je fünf und vier Gliedern (nach Bordage)

Zu dem gleichen Ergebnis führten die von Godelmann ebenfalls an einer Stabheuschrecke angestellten Untersuchungen, indem fast alle Tiere nur viergliedrige Füße regenerierten. Ausschließlich ist dies jedoch nicht der Fall, wie auch schon die früheren Beobachter erkannten, sondern außer viergliedrigen, werden auch fünfgliedrige Tarsen von der gewöhnlichen Beschaffenheit und überdies nur aus drei Gliedern bestehende Füße gebildet (Fig. 335 *B*—*D*). Dadurch wird die Beweiskraft jenes Verhaltens stark vermindert und die Wahrscheinlichkeit eines Atavismus recht gering, so daß man eher an eine unvollständige und mangelhafte Regeneration gedacht hat, wie sie auch sonst beobachtet wird (S. 405).

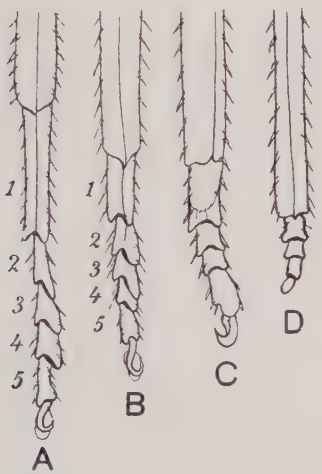


Fig. 335. Distaler Teil des Unterschenkels von *Bacillus rossii* mit dem fünfgliedrigen normalen Fuß (*A*), einem fünfgliedrigen regenerierten (*B*), viergliedrigem (*C*) und dreigliedrigem, ziemlich rudimentärem Fuß (*D*) (nach Godelmann)

Dieselben Schlußfolgerungen sind aus den ungefähr entsprechenden Ergebnissen der Regenerationsversuche an Spinnenbeinen zu ziehen (E. Schultz, P. Friedrich, Oppenheim). Auch da wurde bei dem Auftreten von nur zwei anstatt der normalen drei Krallen an einen Rückschlag auf das Verhalten der Vorfahren und der primitiven, nur in Besitz von zwei Krallen befindlichen Spinnen gedacht. Es können aber auch alle drei Krallen neu gebildet werden, wodurch das Ausbleiben der dritten Kralle mehr als bloße Fehlbildung erscheint. — Mit den an den

Krallen befindlichen Zähnen verhält es sich ähnlich, indem deren weniger oder mehr auftraten: bei *Epeira* anstatt der gewöhnlich vorhandenen fünf nur zwei oder auch sieben, bei *Tegenaria* für die normalen neun bis zwölf eine geringere oder größere Zahl, also ebenfalls Sub- oder Superregeneration.

Inwiefern Unterschiede des regenerierten von dem normalen Körperteil auf bloße Bildungsanomalien, unvollständige und fehlerhafte Ausgestaltung zurückzuführen oder als Atavismen aufzufassen sind, bedarf einer sehr genauen Prüfung. Bei sonst guter Ausgestaltung können die neuentstandenen Teile in der Größe zurückgeblieben oder durch andersartige Färbung von den normalen Teilen verschieden sein (Fig. 336). In solchen Fällen besteht aber die Möglichkeit, daß derartige Regenerate ihren vollen Ausbildungszustand noch nicht erreicht haben und ihn im Lauf der Zeit erlangen. Bei den Arthropoden ist diese Vermutung besonders naheliegend, weil sie unter Umständen zu weiteren Häutungen befähigt sind, zwischen denen sich eine Vervollkommnung des Regenerats vollziehen kann. So wird bei Krabben (*Cancer pagurus*) der verlorene dritte Kieferfuß, der normaler Weise mehr abgeflacht ist, durch eine Extremität von drehrunder Form ersetzt, die man für ein Schreitbein hielt. Przibram konnte aber nachweisen, daß es sich dabei nur um einen vorübergehenden Zustand handelt, der während der darauf folgenden Häutungen in die endgiltige Gestalt übergeführt wird. Die Möglichkeit besteht, daß bei solchen Umwandlungen phylogenetische Stadien in ähnlicher Weise durchlaufen werden, wie wir es von der Ontogenie kennen.

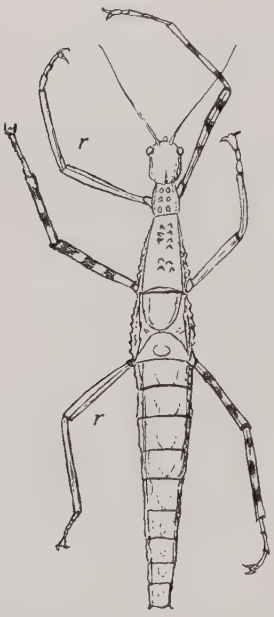


Fig. 336. Weibchen einer Phasmide (*Raphiderus scabrosus*) mit den drei normalen, schwarz gebänderten und den regenerierten, gleichmäßig gefärbten Beinen (nach Bordage)

Das würde also eine Geltung des biologischen Grundgesetzes für die Regeneration bedeuten, wie denn Fritz Müller als Hauptvertreter dieser Anschauung nicht gezögert hatte, sie auch auf die Regenerationserscheinungen zur Anwendung zu bringen. Nach seiner Beobachtung werden bei einer der Gattung *Atyoida* zu-

gehörigen Garneele ihre langfingerigen Scheren nach Verlust durch die kurzfingerigen Scheren vom Typus der verwandten und vermutlich phylogenetisch älteren Gattung *Caridina* ersetzt, welches Verhalten im obigen Sinn gedeutet wird. In Übereinstimmung damit hatte E. Schultz die schon früher beobachtete Tatsache von neuem festgestellt, daß die im russischen Gebiet verbreiteten Flußkrebse (*Astacus fluviatilis*, *A. colchicus* und *A. pachypus*) beim Verlust ihrer Scheren nicht solche von der Gestalt der verloren gegangenen, sondern abweichend gestaltete Scheren regenerieren. Diese zeigen vielmehr die Form der Scheren des *A. leptodactylus*, welcher Krebs als phylogenetich älter und als die Stammform der russischen Flußkrebse gilt.

Als eine Rückkehr zu dem einfacheren und wohl älteren Typ kann es angesehen werden, wenn die eine der beiden asymmetrischen Scheren des amerikanischen Hummers, die sog. Zwickschere nicht als solche, sondern als Kauschere regeneriert wird. Die andere, die Kauschere folgt sowieso diesem Typus, so daß die gewiß als später erworbenes Verhalten zu betrachtende Asymmetrie der Scheren verschwunden und durch ihre gestaltliche Übereinstimmung ersetzt ist (V. E. Emmel). Daß für die Regeneration der asymmetrischen Krebsscheren allerdings auch noch andere Gesichtspunkte in Betracht kommen, wurde bereits früher besprochen (Kap. 14 S. 396 ff.).

Atavistische Züge finden Schimkewitsch und Dogiel bei der Regeneration der Pantopoden insofern, als die Füße nach dem Typus der Jugendform bzw. der phylogenetisch älteren Arten wiederhergestellt werden.

Nebenbei sei erwähnt, daß Dogiel hinter dem vierten Beinpaar einer Pantopodenlarve (*Chaetonymphon spinosum*) die Anlage eines fünften Beinpaares in Gestalt kleiner aber bereits gegliederter Stummel fand, was er als Atavismus, d. h. als Rückschlag auf die mit zahlreicheren Beinpaaren ausgestatteten Stammformen auffaßt. Eine Entscheidung darüber, was in solchen Fällen als ererbt oder als bloße Mißbildung anzusehen ist, läßt sich schwer treffen, wenn auch die Regelmäßigkeit, besonders das paarige Auftreten im vorliegenden Fall eher für die erstere Annahme zu sprechen scheint.

Eine ungemein lebhafte Behandlung erfuhr die Frage, ob der durch C. Herbst auf experimentellem Wege erzielte Ersatz der Augen durch Antennen als Atavismus aufzufassen sei, d. h. ob die Vorfahren der betreffenden höheren Krebse anstelle der jetzigen Stielaugen antennenartige Anhänge besaßen und diese nun wieder hervortreten. Der Entdecker der höchst auffallenden Erscheinung selbst sprach sich wiederholt auf das entschiedenste gegen diese Annahme aus, die nach allem, was wir von dem morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhalten der Crustaceen wissen, in der

Tat nicht als irgendwie wahrscheinlich bezeichnet werden kann. Von den sonst dafür versuchten Erklärungen kann das freilich ebensowenig behauptet werden (vgl. Kap. 16 S. 485).

2. Atavismus in der Regeneration und Entwicklung der Wirbeltiergliedmaßen

Das bekannte Beispiel vermutlich atavistischer Bildungen bietet die Vordergliedmaße der Amphibien. Bei Barfurths und anderen Regenerationsversuchen ergab sich häufig anstatt der normalen vierfingerigen eine fünffingerige Vorderextremität. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür und die vergleichende Anatomie nimmt an, daß die Amphibienhand ursprünglich fünfstrahlig war wie diejenige anderer Wirbeltiere. Dementsprechend tritt gelegentlich ein fünfter Handwurzelknochen auf und Barfurths Annahme, die Entwicklung eines fünften Fingers bei der Regeneration bedeute einen Rückschlag auf den ursprünglichen Zustand, war somit sehr naheliegend.

Wie bei den anscheinend atavistischen Zügen in der Regeneration der Arthropoden stellten sich auch hier Bedenken ein. Sie bestanden vor allen Dingen darin, daß Barfurth selbst wie andere Beobachter (Dumeril, Giard, Tornier, Piana, Byrnes, Kammerer, Fritsch u. a.) bei verschiedenartigen Schwanzlurchen nicht nur fünf, sondern mehr (sechs) und weniger (vier, drei und zwei) Finger an dem regenerierenden Vorderarm auftreten sahen, ebenso wie die Hintergliedmaße befähigt ist, sechs bis acht Zehen neu zu bilden (Fig. 232, 233 S. 404ff. und Fig. 244 S. 421, Fig. 255 S. 430). Durch diese große Verschiedenheit in der Ausgestaltung der neu zu bildenden Teile, die mit von der Art der Verletzung abhängt, wird der Wert des Auftretens einer fünffingerigen Hand als Wiederkehr der ursprünglichen Form natürlich verringert. Sie erscheint eher als Mißbildung, d. h. wie die anderen Mehrfachbildungen an Hand und Fuß als Superregeneration, denen als Variante nach der anderen Richtung die Subregeneration von weniger als vier bzw. fünf Fingern und Zehen gegenübersteht.

Es kommt hinzu, daß bei äußerlich anscheinend normal geformten Extremitäten der innere Bau der äußeren Beschaffenheit nicht zu entsprechen braucht, indem bei einer fünffingerig regenerierten Hand nicht die entsprechende Zahl von Handwurzelknochen ausgebildet ist usw. Das erinnert dann wieder an Miß- und Defektbildungen mehr als an die Wiederholung einer normalen fünfstrahligen Extremität. Wenn aber alle Bedingungen der äußeren und inneren

Ausgestaltung erfüllt sind und auch das kommt vor, so erscheint die regenerierte Hand ganz so, wie sie als die von den vermutlichen fünffingerigen Vorfahren ererbte zu erwarten ist und der Annahme des Rückschlages stände eigentlich nichts entgegen, wenn eben jene vielen Varianten in der Ausgestaltung nicht vorhanden wären.

Wie die auf experimentellem Wege hervorgerufene Polydactylie der Amphibien zum Teil nur auf einer durch Spaltung hervorgerufenen Doppelbildung der distalen Partien (Phalangen) beruht (Kap. 15 S. 420ff.), so gilt ähnliches für die ererbte oder irgendwie während der Embryonalentwicklung zustande kommende Polydactylie der hier interessierenden Wirbeltiere mit normal reduzierter Phalangenzahl, besonders für die Vögel und Huftiere. Wenn der vierzehige Vogelfuß zu einem fünfzehigen wird, wie es gelegentlich oder bei manchen Hühnerrassen andauernd geschieht, so kann dies nicht als Rückschlag angesehen werden, weil die überzählige fünfte Zehe durch Abspaltung vom Mittelfußknochen der großen Zehe entsteht, die anatomischen Verhältnisse mit einer normalen fünfstrahligen Extremität also nicht übereinstimmen und weil überdies sechszehige Füße vorkommen, bei denen dies noch weniger der Fall ist (Braus, M. Kaufmann-Wolf, Barfurth). Daß trotzdem Vogelfüße vorkommen können, die in ihrem Bau einer normalen pentodactylen Extremität entsprechen, braucht deshalb nicht in Abrede gestellt zu werden.

Um Spaltung der distalen Teile, also um deren Doppelbildung, pflegt es sich auch bei den überzähligen Zehen der Huftiere zu handeln, wie schon bei einer anderen Gelegenheit (Kap. 15 S. 429) dargelegt wurde, doch kommen gerade bei den Huftieren Füße mit überzähligen Zehen vor, deren anatomischer Bau die Deutung als Rückschläge gestattet (Fig. 253 S. 428).

3. Der bei der Regeneration des Eidechsenschwanzes angenommene Atavismus

Wie schon bei der allgemeinen Behandlung der Regenerationserscheinungen erwähnt wurde, stimmt die Beschuppung des regenerierten Eidechsenschwanzes mit derjenigen primitiver, phylogenetisch älterer Arten insofern überein, als spätere Erwerbungen, wie Kämme, Dornen, Schuppenkiele nicht wiederholt werden (Boulenger, Werner). Dieses Verhalten wurde als ein Rückschlag auf die Stammformen angesehen, wogegen allerdings von anderer Seite der Einwand erhoben wurde, daß die kompliziertere Beschuppung bei der Regeneration nicht zustande gebracht und deshalb durch einfachere ersetzt wurde, daß also wie sonst nicht selten nur eine Defektbildung vorläge (C. Herbst). Wie bei anderen derartigen Erscheinungen besteht auch hier die Schwierigkeit einer einigermaßen sicheren Entscheidung darüber, welche Formen die älteren und welche die abgeleiteten sind, woraus sich zusammen mit der Möglichkeit der mangelhaften reparativen Ausbildung eine gewisse Unsicherheit der Auffassung als Atavisums ergibt.

4. Als „Rückschläge" angesehene Erscheinungen in der Regeneration einiger anderer Tiere

Beim Suchen unter den Regenerationsvorgängen der Tiere nach Zügen atavistischer Natur wird man solche unschwer auffinden,

aber ebenso leicht wird den Gegnern dieser Anschauung ihre Deutung in einem andern Sinn. Das ergab sich bereits bei den vorher besprochenen Erscheinungen und wiederholt sich bei anderen. Als Beispiel dafür seien die Rückenanhänge der bekannten Meeresnacktschnecke *Tethys leporina* genannt, die leicht abgeworfen und wieder erneuert werden (Parona). Für gewöhnlich einfach, unverzweigt sollen sie bei der Regeneration verzweigt, d. h. in einer Form auftreten, die sie bei nahe verwandten, aber ursprünglicheren Arten zeigen. Dagegen macht allerdings Herbst geltend, daß *Tethys* auch verzweigte Rückenpapillen aufwiese und daß unter den regenerierten Papillen unverzweigte vorkämen.

Abweichungen von dem gewöhnlichen Verlauf der Regeneration, die nur durch Atavismus zu erklären seien, beobachtete Dawydoff bei einem *Balanoglossus* (*Ptychodera minuta*). Bei den meisten Enteropneusten ist nur ein Rüsselporus vorhanden, da nur das linke, nicht aber das rechte Rüsselcölom mit der Außenwelt in Verbindung steht, so auch bei *Ptychodera*. Einige Balanoglossen besitzen jedoch zwei Rüsselporen und zwei solche fand Dawydoff auch bei den Ptychoderen mit regeneriertem Vorderende (Kap. 5 S. 157). Bei diesem Verhalten wird man nicht daran zweifeln, daß auf den ursprünglicheren Zustand zurückgegriffen wurde. Ebenso schätzt Dawydoff das Auftreten peritonealer Nephridialtrichter und das Fehlen des sonst vorhandenen ektodermalen Rüsselcölom-Ausführungsganges, also die direkte Ausmündung bei der Regeneration ein. Desgleichen das Auftreten zweier Pericardialbläschen bei der Regeneration statt des sonst vorhandenen einen Bläschens. Diese und andere Erscheinungen im Regenerationsverlauf entsprechen nach Dawydoffs Auffassung entschieden primitiveren Bauverhältnissen und lassen sich daher nur durch Atavismus erklären. Andere finden diesen Standpunkt allerdings gänzlich veraltet und unhaltbar (Morgulis 1910), denn wenn ein ursprünglich paariges Organ bei der Regeneration (anstatt einfach) bilateral auftritt, kann es sich nur um eine Mißbildung (Doppelbildung) handeln, ebenso wie beim Ausbleiben ursprünglich nicht vorhandener Organe um Fehlbildungen.

Bei der Regeneration des Vorderendes der Anneliden, besonders bei *Spirographis* fand Iwanow provisorische Fühler, wie sie in der Embryonal- bzw. Larvenentwicklung dieser Ringelwürmer nicht, wohl aber bei anderen Anneliden und ihren Larven vorkommen. Er zweifelt nicht daran und spricht es besonders auch gegenüber anderslautenden Anschauungen sehr entschieden aus, daß dieser Vorgang

nur atavistischer Natur sein könne. Überhaupt findet Iwanow (1916) in ähnlicher Weise, wie dies vorher für die Enteropneusten festgestellt wurde, daß die Regenerationsvorgänge der Anneliden manche ursprünglichere Züge aufweisen als die Ontogenie und daß diese eben durch Atavismus zu erklären seien. Gerade für die Anneliden nimmt übrigens J. Nusbaum (1908) auf Grund seiner ausgedehnten Untersuchungen an, daß die Regeneration eine Wiederholung der ontogenetischen Vorgänge sei, welche Annahme die andere nicht ausschließt. In der Art, wie die Segmente auftreten und in ihnen die Organe und Gewebe sich differenzieren, sieht er die Bildungsprozesse der Embryonalentwicklung wiederkehren.

Wenn die zuletzt erwähnten Auffassungen ebenso wie die früher besprochenen das Richtige treffen, so würden derartige Erscheinungen bei der Regeneration ebenso wie die aus der Ontogenie bekannten für die Aufklärung der Beziehungen der betr. Tiere zu anderen von Bedeutung sein. So glaubte man aus den bei der Regeneration von Crinoiden auftretenden Form- und Färbungsverschiedenheiten bestimmte Schlüsse auf die systematische Stellung dieser Arten ziehen zu können (Minckert), obwohl nach anderen Angaben die Färbungsunterschiede zwischen regenerierten und alten Körperteilen nicht so ausgeprägt und jedenfalls nicht beständig genug sind, um bestimmte Schlüsse daraus ziehen zu können (Reichensperger 1912).

In diesem Zusammenhang sei noch erwähnt, daß die über die Symmetrieverhältnisse und den Dimorphismus der Actinien angestellten Untersuchungen eine wesentliche Beeinflussung der wichtigen morphologischen Züge durch die Regenerationsvorgänge ergaben und daß diese sich somit als bedeutungsvoll für die Einordnung in das System erwiesen (Carlgren, Hahn).

Ähnlich wie bei der Auffassung der Regeneration als eine den Organismen von vornherein zukommende Eigenschaft oder als Anpassungserscheinung stehen sich auch hinsichtlich der Geltung des Atavismus in der Regeneration die Meinungen schroff gegenüber. Die vorstehenden Ausführungen ließen dies zur Genüge erkennen. Wenn auch das Walten des Atavismus bei der Regeneration von seiten der experimentellen Zoologen unter Führung von Morgan und Herbst zumeist schroff abgelehnt wird, so läßt sich doch nicht verkennen, daß einige der als atavistisch angesehenen Züge in der Regeneration ganz verschiedener Tiere zum mindesten sehr auffallend und nur mit einem gewissen Zwang auf andere Weise zu erklären sind. So stellt sich denn auch Przibram, obwohl ein Gegner des Atavismus in der Regeneration, doch nicht auf einen völlig ablehnenden Standpunkt, indem er die Möglichkeit des Vorkommens atavistischer Erscheinungen gelten läßt und einige von ihnen sogar unter dieser Rubrik aufführt. Ähnlich, eher noch etwas mehr zu-

gunsten des Atavismus ist die Stellungnahme Barfurths (1916). Jedenfalls kann der Atavismus nicht ohne weiteres verworfen werden, sondern er gehört zu den Problemstellungen, die einstweilen zum Verständnis der uns auf dem Gebiet der Regeneration entgegentretenden Erscheinungen notwendig sind.

Diese schon längst niedergeschriebenen Bemerkungen finden eine gewisse Stütze durch neuere Ausführungen von J. Gross (1925), in welchen die Bedeutung der experimentellen und vergleichenden Methode gegeneinander abgewogen und der letzteren nicht nur Berechtigung, sondern auch ein großer Wert für die biologische Wissenschaft zuerkannt wird. Schon in der großen Bedeutung, welche die Vererbungslehre für die Biologie hat, liegt es begründet, daß sie und speziell die Zoologie wie die Botanik zum Teil eine historische Wissenschaft ist, welche Betrachtungsweise ihr übrigens nur förderlich war, wie es ganz mit Recht in dem lesenswerten Aufsatz heißt.

19. Kapitel

Regeneration und Entwicklung

Embryonale und larvale Regeneration

Die Regeneration selbst ist nichts anderes als Entwicklung. Nicht selten geht sie von einem indifferenten Zustand aus, von dem in regelmäßiger Folge Differenzierungsvorgänge bis zum Erlangen der fertigen Form und Struktur führen. Mit den Bildungsvorgängen in der Embryonalentwicklung stimmen sie vielfach überein und sind ihnen jedenfalls vergleichbar. Ebenso wie bei dieser sind in den vorhergehenden Zuständen die Bedingungen für die nachfolgenden gegeben. Versteht man unter Entwicklung den Ablauf der Formveränderungen, durch welche organische Gestaltung erzeugt wird, so gilt diese Definition auch für die Regeneration. Deren Ausgangspunkt ist freilich ein anderer: in der Embryonalentwicklung die befruchtete Eizelle, bei der Regeneration bestenfalls die indifferente Zellenmasse. Aber auch diese braucht nicht den Ausgang zu bilden, sondern die Bildungsvorgänge können von verschiedenen Stellen her zu dem gemeinsamen Ziel führen. Infolgedessen ist der Weg der Regeneration kein so sicherer wie derjenige der Embryonalentwicklung. Das Fehlen der in der Eizelle liegenden Determination tritt im Verlauf der Regeneration nicht selten zutage. Und dennoch ist ein richtungsgebender Anstoß auch in der Regeneration vorhanden, der schließlich auf den in der Embryonalentwicklung wirksamen zurückzuführen ist.

Geht die Regeneration von einer indifferenten Zellenmasse aus, so ist es für die Beurteilung der Regenerationsvorgänge von Bedeutung, die Herkunft dieser Zellen zu kennen, aber leider ist sie zumeist nicht mit Sicherheit festzustellen. In manchen Fällen besteht die Möglichkeit, daß Reservate indifferenter Zellen von der Embryonalentwicklung her vorhanden sind, um ähnlich den Ruheknospen der Pflanzen nötigenfalls in Tätigkeit zu treten. Dann ergibt sich die Herleitung von den Embryonalzellen ohne weiteres, ja

sie erscheinen selbst als embryonal gebliebene Zellen und vermögen sich infolge der in ihnen liegenden Bestimmung ebenso weiter zu entwickeln wie diese.

So einfach liegen die Verhältnisse jedoch gewöhnlich bei der Regeneration nicht. Das Material für den Ausgang der Regenerationsprozesse kann von verschiedenen Stellen und von längst differenzierten Organen herrühren, wodurch die Annahme einer indifferenten, aber von verschiedenen Seiten herkommenden Zellenmasse zum mindesten erschwert, wenn nicht unwahrscheinlich gemacht wird. Die Wirksamkeit determinierender Faktoren stößt dadurch ebenfalls auf größere Schwierigkeiten und die Bestimmung der neuen durch die bereits differenzierten Teile, von denen sie herkommen, gewinnt an Wahrscheinlichkeit.

Unterliegen einzelne Bestandteile des Regenerats von vornherein einer gewissen räumlichen Trennung, d. h. sind sie nicht so eng miteinander verbunden, wie es bei dem Ursprung aus einer gemeinsamen Zellenmasse der Fall zu sein pflegt, dann tritt die Zugehörigkeit der neuen zu den alten Teilen besonders deutlich hervor, so daß sie einem Zweifel nicht unterliegen kann. Beispiele für das eine wie für das andere Verhalten haben wir in den früheren Kapiteln zur genüge kennen gelernt. Um einige Gegensätze zu nennen, sei der Regenerationskegel bei der Neubildung eines Seesternarmes oder der Amphibienextremität angeführt, aus dessen indifferentem Bildungsgewebe ganz allmählich das Herausdifferenzieren der Organe und Gewebe erfolgt (Fig. 95 bis 101 S. 130ff.), während bei der Neubildung des Kopfendes eines limikolen Oligochaeten der vordere Darmteil in der Hauptsache vom Mitteldarm auswächst, Hautdecke, Muskulatur und Nervensystem aber ganz unabhängig davon entstehen (Fig. 179 und 180 S. 302ff.). Auch bei den Coelenteraten werden die Neubildungen von jedem der beiden Keimblätter für sich durchgeführt (Fig. 151—154 S. 233ff.).

Das zuletzt berührte Verhalten der Körperschichten und Organe bei der Regeneration leitet zu der eingehend bearbeiteten und immer wieder aufgeworfenen Frage hin, welche Bedeutung die Keimblätter für die Regeneration haben und wie sie sich im Hinblick auf die Embryonalentwicklung bei der Neubildung der Organe verhalten. Wenn früher die Meinung dahin ging, daß die Lieferung der neuen Teile an die aus der Ontogenie bekannten Gesetze der Keimblätterlehre gebunden sei, so trifft dies zwar im ganzen zu, aber das genauere Studium der Regenerationsprozesse ergab dennoch eine ganze

Reihe Abweichungen von diesen Vorschriften. Die Entstehung des Darmkanals bei der Regeneration braucht nicht immer wie bei der Ontogenese an das innere bzw. (als Vorder- und Enddarm) an das äußere Keimblatt gebunden zu sein, sondern weitgehendste Abweichungen von dieser Regel kommen vor. Andere Organe und Organteile verhalten sich ähnlich, es sei nur an die höchst unerwartete regenerative Entstehungsweise der Linse im Amphibienauge erinnert. Doch wurde diesen und anderen von der Keimblätterlehre abweichenden Vorgängen schon in anderer Verbindung eine eingehende Darstellung gewidmet, so daß auf sie verwiesen werden muß (Kap. 10 S. 294ff.). Hier sollte nur nochmals kurz auf die zuweilen mangelnde Übereinstimmung zwischen regenerativen und embryogenetischen Vorgängen aufmerksam gemacht werden.

Daß diese Übereinstimmung auch sonst noch fehlen kann und daß die betreffenden Erscheinungen von einem anderen Standpunkt zu betrachten sind, wurde im vorhergehenden Kapitel besprochen. Bei diesen Regenerationsprozessen handelt es sich um solche, die zwar nicht mit denen der Embryonalentwicklung der betreffenden Tierart, wohl aber mit denjenigen verwandter und wie man annimmt, primitiverer Arten übereinstimmen, weshalb dieses Verhalten als atavistischer Natur angesehen wurde. Die dafür maßgebenden Gründe wurden schon vorher besprochen, wobei auch bereits auf sonstige Beziehungen zwischen Regeneration und Entwicklung einzugehen war.

Ein Ersatz verlorengegangener Körperteile findet auch bei Embryonen und Larven statt. Bei dem freien Leben der letzteren ist es nur natürlich, daß sie wie die ausgebildeten Tiere Verletzungen erfahren und die in Verlust geratenen Teile, besonders Körperanhänge nach Möglichkeit wiederherzustellen suchen. Von den langlebigen, daher ziemlich robusten Larven der Insekten wird das nicht weiter überraschen, da sie während ihres langen Lebens mancherlei Gefahren ausgesetzt sind; über ihre Regenerationsfähigkeit wie über die der Amphibienlarven wurde in den vorhergehenden Abschnitten (Kap. 5, 11—15) schon mancherlei mitgeteilt, aber auch die zarten Larven der Würmer, Echinodermen und Coelenteraten sind nicht ohne Regenerationsvermögen, wovon ebenfalls schon mehrfach die Rede war. Konnte doch bereits E. Häckel vor langen Jahren (1869) die Flimmerlarven der Siphonophoren in zwei oder mehr Teilstücke zerlegen, die sich ergänzten und weiter entwickelten,

um ein zwar etwas verkümmertes, aber immerhin ein Stöckchen aus sich hervorgehen zu lassen.

Bei seinen Versuchen über die Potenz der einzelnen Regionen des Keimes zur Lieferung bestimmter Körperteile und Organe zerschnitt Driesch die kurz vorher ausgeschlüpften Blastulae wie auch die Gastrulae von Seeigeln und Seesternen. Diese Flimmerlarven waren in der Lage sich zu vollständigen, nur kleineren Larven zu ergänzen und sich in einer ungefähr den normalen Larven entsprechenden Weise weiter zu entwickeln, so daß sie deren Gestalt und Organe (Wimperschnur, den Darmkanal mit seinen einzelnen Abschnitten, Mund und After, die Cölomsäcke usw.) aufwiesen (Fig. 337). Der weiteren Ausbildung solcher Larven zu ihrer vollständigen Organisation bzw. der Umwandlung in das ausgebildete Tier steht nichts im Wege.

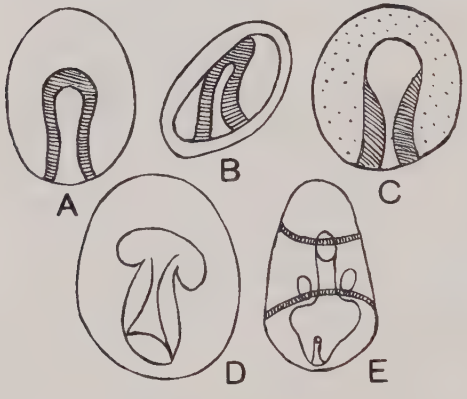


Fig. 337. *Asterias glacialis*, *A* normale Gastrula, *B* nach Entfernen des oberen, animalen Teiles, *C* die verkleinerte (wiederhergestellte) Larve mit Urdarm und Mesenchymzellen, *D* mit Bildung der Vasoperitonealblase (Cölomsäcke), *E* die verkleinerte Larve mit Wimperschnur, Darmkanal und Cölomsäcken (nach H. Driesch)

Das Verhalten der jungen Larvenzustände, besonders der Blastulae, leitet bereits hinüber zu derjenigen der Embryonalstadien, die nicht nur bei den Echinodermen, sondern auch bei den verschiedensten anderen Tieren zu derartigen Versuchen dienten. Es sei nur an Drieschs Versuche des Trennens der beiden ersten Furchungskugeln des Echinideneis erinnert, die sich (jede für sich) weiter furchten und zur Bildung je einer aus einer großen Zahl von Furchungszellen gebildeten, hohlen und an der einen Seite offenen Halbkugel führten. Durch Verschieben der Zellen und allmähliches Zusammenneigen des Randes der offenen Halbblastula wird diese in eine allseitig geschlossene Zellenhohlkugel, also in eine nunmehr vollständige Blastula übergeführt, die allerdings nur die halbe Größe der normalen Blastula besitzt. Aus ihr geht infolge des Invaginationsprozesses die Gastrula und durch die in gewöhnlicher Weise fortschreitende Entwicklung die normal ausgebildete

Pluteuslarve von halber Größe hervor. Das Ergebnis ist demnach dasselbe, wie es durch Zerteilung der Flimmerlarve auf dem Stadium der Blastula oder Gastrula gewonnen wurde.

Die Trennung und Entwicklung der Blastomeren ließ sich noch auf den weiteren Furchungsstadien, d. h. mit dem $^1/_4$, $^1/_8$, $^1/_{16}$ und sogar $^1/_{32}$ Blastomer des Echinideneis erzielen, wenn auch nicht mit dem gleichen günstigen Ergebnis, indem das $^1/_4$ Blastomer zwar noch die (nur entsprechend kleinere) Pluteuslarve, das $^1/_8$ Blastomer jedoch nur noch die Gastrula, das $^1/_{16}$ Blastomer eine weniger gut differenzierte Gastrula und das $^1/_{32}$ Blastomer schließlich nur die Blastula hervorzubringen vermochte (H. Driesch).

Ähnliche Ergebnisse wurden durch Trennen der Blastomeren an den Furchungsstadien anderer Tiere, z. B. der sehr bildungsfähigen Hydromedusen erzielt. Aus dem $^1/_2$ und auch noch aus dem $^1/_4$ Blastomer entwickeln sich entsprechend kleinere Flimmer- (Planula-) Larven und daraus Polypen bzw. Medusen (Fig. 338). Diese Möglichkeit besteht bei den $^1/_8$ und $^1/_{16}$ Blastomer nicht mehr, wohl aber gehen daraus noch die nun sehr kleinen Planulalarven hervor (Zoja, Fig. 338).

Ebenso lassen sich bei den Rippenquallen durch Trennen der $^1/_2$ und $^1/_4$ Blastomeren Larven erzielen, die

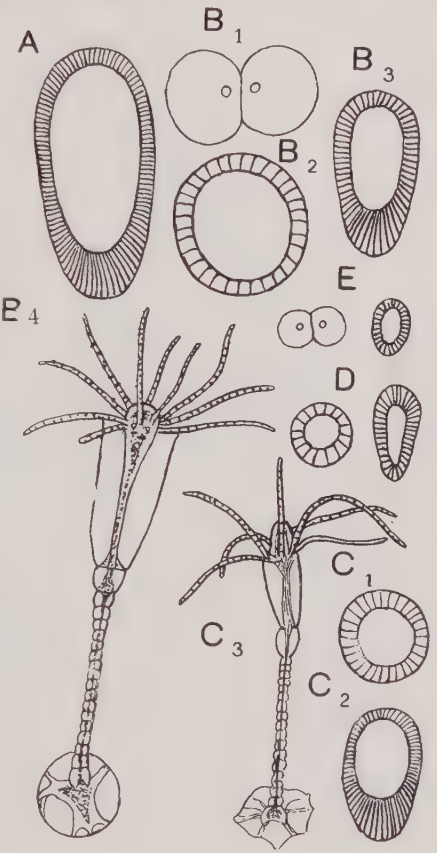


Fig. 338. *A* Normale Planula-Larve von *Laodice cruciata*, $B_1 - B_3$ zweizelliges Furchungsstadium, Blastula und Planula derselben Hydromeduse aus dem $^1/_2$ Blastomer gezogen, B_4 Polyp von *Clytia flavidula* aus dem $^1/_2$ Blastomer gezogen, C_1 und C_2 Blastula und Planula von *Laodice* aus dem $^1/_4$ Blastomer, C_3 Polyp von *Clytia* aus dem $^1/_4$ Blastomer, *D* Blastula und Planula von *Laodice* aus dem $^1/_8$ Blastomer, *E* zweizelliges Furchungsstadium und Planula von *Laodice* aus dem $^1/_{16}$ Blastomer (nach Zoja)

freilich entsprechende Defekte haben und daher nur „Halb- oder Viertellarven“ darstellen, doch besteht die Möglichkeit, daß sie sich durch Regulation später zu vollständigen Tieren ausgestalten. Auch weiter vorgeschrittene Furchungsstadien des Ctenophoreneis lassen sich innerhalb der Eihülle in eine Anzahl Bruchstücke zerlegen, die sich weiter entwickeln, wenn sie auch vorläufig nicht zu einem vollständigen Tier werden (Chun, H. E. Ziegler, Fischel).

Desgleichen können Teilstücke späterer Stadien wie der Blastula bei den Nemertinen ziemlich gut, allerdings nicht vollständig ausgebildete Larven liefern. Aus getrennten $^1/_2$ und $^1/_4$ Blastomeren

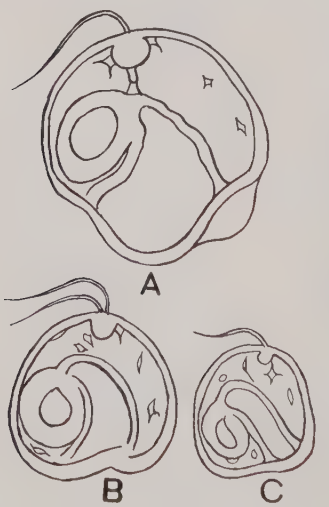


Fig. 339. Pilidium-Larven von *Cerebratulus lacteus*, *A* normales Pilidium, *B* aus dem isolierten $^1/_2$ Blastomer, *C* aus dem $^1/_4$ Blastomer gezogen (nach E. B. Wilson)

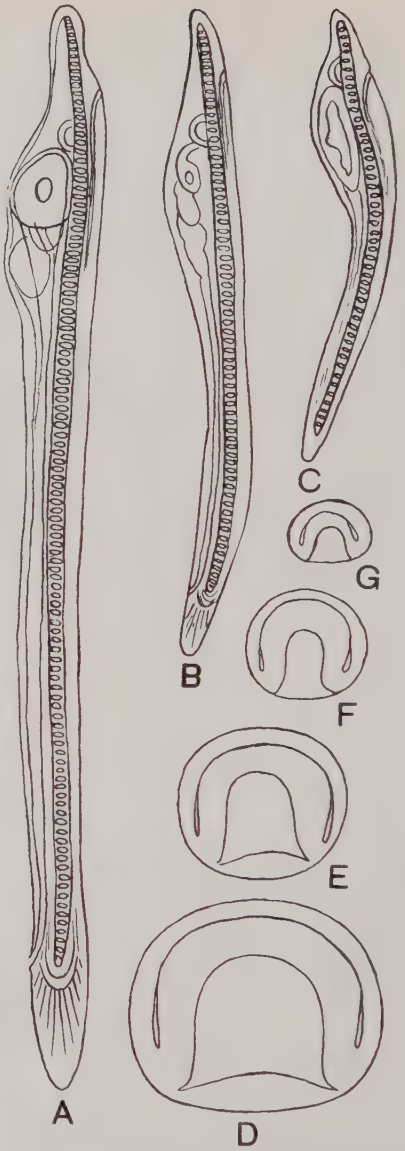


Fig. 340. *Amphioxus lanceolatus*; *A* normale Larve bzw. junger *Amphioxus* im Stadium der ersten Kiemenspalte, mit Neuralrohr, Choda, Darmkanal, Cölomsäcken usw. versehen, *B* aus $^1/_2$ (bzw. $^2/_4$) Blastomer hervorgegangene Larve, *C* aus $^1/_4$ Blastomer, *D*—*G* Gastrula normal und aus $^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_8$ Blastomere entstanden und dementsprechend $^1/_1$, $^1/_2$, $^1/_4$ und $^1/_8$ Größe (nach E. B. Wilson)

des Eis von *Cerebratulus* entwickeln sich die Pilidiumlarven von entsprechend geringerer Größe (E. B. Wilson, Zeleny, Fig. 339).

Nach E. B. Wilsons eingehenden Untersuchungen verhält sich auch der *Amphioxus* ähnlich wie einige der vorher erwähnten, vollständig andersartigen Tiere. Auch bei ihm vermögen die getrennten $^1/_2$ und $^1/_4$ Blastomeren sich bis zur Larve oder vielmehr bis zu dem schon weit ausgebildeten jungen Amphioxus zu entwickeln (Fig. 340 *A*—*C*), aber bei den $^1/_8$ Blastomeren ist dies nicht mehr möglich und die zwischen den vier Blastomeren des animalen

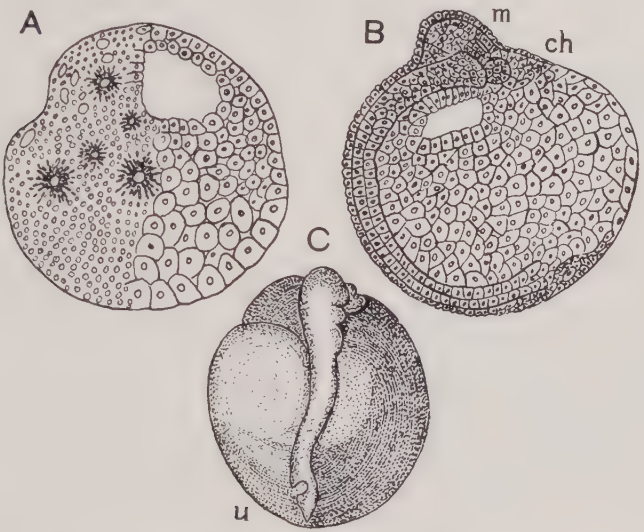


Fig. 341. *A* und *B* Medianschnitte durch die Hemiblastula und Hemineurula des Froscheis, in *A* die rechte, *B* die linke Seite ausgebildet, Hemiembryo dexter und sinister, in *B* die zerstörte Hälfte bereits wieder von Zellen erfüllt, *C* Hemiembryo dexter in Rückenansicht, wie *B* in Postgeneration begriffen; *ch* Chorda dorsalis, *m* Medullarwulst, *u* Urmund (nach W. Roux)

und den vier des vegetativen Pols eingetretene Differenzierung bringt es wohl mit sich, daß bereits die Gastrulabildung aus dem $^1/_8$ Blastomer Schwierigkeit bereitet (Fig. 340, E. B. Wilson).

Die bekannten von W. Roux und zahlreichen anderen Forschern am Froschei unternommenen Versuche zeigten, daß nach teilweisem Zerstören einer der beiden Furchungskugeln durch Anstechen des Kernes mit der heißen Nadel oder auf andere Weise aus dem erhalten gebliebenen Blastomer ein Halbembryo (Hemimorula, Hemiblastula, Hemigastrula, Hemineurula) entsteht. Die unverletzte Seite entwickelt sich weiter, die andere Seite bleibt zunächst unentwickelt

(Fig. 341 *A*), doch wird sie allmählich in die Entwicklung einbezogen (Fig. 341 *B* und *C*). Dieser als Postgeneration bezeichnete Vorgang besteht darin, daß unter Benutzung der verletzten Teile bildungsfähiges Zellenmaterial in jene eindringt und sie dadurch in die Entwicklung einbezieht. Dies geschieht jedoch nur langsam, so daß der zuvor ausgeschaltete Teil hinter dem anderen zurückbleibt (Fig. 341 *B* und *C*). Insofern es sich hierbei nicht eigentlich um den Ersatz verlorener Teile handelt, sondern um Neubildung solcher, die noch gar nicht vorhanden waren, der Ersatz überdies durch junge embryonale, selbst noch in der Weiterentwicklung begriffene Zellen erfolgt und diese sofort wieder an der fortschreitenden Entwicklung teilnehmen, zeigt der ganze Vorgang einen gewissen Unterschied gegenüber dem gewöhnlichen Verlauf der Regeneration, mit welcher der Vergleich im übrigen sehr nahe liegt. Wegen seiner Besonderheit wurde ihm eben der Name Postgeneration von Roux beigelegt.

Bei andersartiger Ausführung der Versuche gelingt es, aus den beiden ersten Furchungskugeln des Froscheis nicht Hemiembryonen, sondern Ganzbildungen hervorgehen zu lassen. Das geschah unter Zwangslage oder durch einen auf die sich entwickelnden Eier ausgeübten Druck. Wenn Morgan so wie Roux das eine Blastomer zerstörte, erhielt er ebenfalls Hemiembryonen, wenn das Ei jedoch nach der Zerstörung in umgekehrter Richtung (mit dem hellen Pol nach oben) gerichtet wurde, entstand aus dem unverletzten Blastomer eine (nur entsprechend kleinere) Ganzbildung. Das gleiche war bei O. Schultzes Druckversuchen der Fall. Die unverletzten Eier wurden zwischen zwei Glasplatten ebenfalls in umgekehrter Richtung, mit dem nach oben gekehrten hellen Pol gehalten, wobei jede der beiden ersten Blastomeren eine Ganzbildung lieferte und dementsprechend eine Doppelbildung zustande kam, wie wir sie früher kennen lernten (Kap. 15 S. 448ff.). Doch läßt sich der Versuch auch so vornehmen, daß eine Trennung der Blastomeren und dadurch je eine Ganzbildung erzielt wird. Das geschah durch die ebenfalls sehr bekannt gewordenen erfolgreichen Durchschnürungsversuche am Tritonei (Herlitzka, Endres, Spemann).

Werden Eier von *Triton taeniatus* oder einer anderen Molchart einige Zeit nach der Befruchtung mit einer Haarschlinge in der Weise umwunden, daß sich durch deren Zusammenziehen die beiden ersten Blastomeren im Bereich der ersten Furchungsebene voneinander trennen (Fig. 342 *A*), so entwickelt sich jede Eihälfte

für sich und zwar in der Weise weiter, daß je ein vollständiger, nur entsprechend kleinerer Embryo entsteht (Fig. 342 *B*). Beide können ihre Entwicklung bis zur Larve fortsetzen, so daß dieselben Verhältnisse vorliegen, wie wir sie beim *Amphioxus* und einer Reihe anderer Tiere antrafen, bei denen aus dem $^1/_2$ Blastomer der Gesamtorganismus anscheinend ohne jeden Mangel hervorging.

Die wichtige und vielumstrittene Frage, woher es kommt, daß im einen Fall zunächst Halbbildungen, im andern Fall jedoch Ganzbildungen aus Teilen des in Entwicklung begriffenen Eies hervorgehen, die Frage nach der prospektiven Potenz und prospektiven Bedeutung der Furchungszellen, nach der abhängigen und Selbstdifferenzierung der Embryonalteile, kurz nach den Hauptpunkten des Determinationsproblems, kann hier nicht gestellt werden, denn ihre Beantwortung verlangt ein Aufrollen der wichtigsten Probleme der Entwicklungsphysiologie, die aber schon längst eine Wissenschaft für sich bildet und eingehende Behandlung durch ihre berufenen Vertreter gefunden hat. In den von W. Roux, H. Driesch, E. B. Wilson, Morgan, C. Herbst u. a. gegebenen Darstellungen werden gerade auch diese Fragen mit Vorliebe und auf das genaueste besprochen, wie dies überdies in den zusammenfassenden Bearbeitungen von O. Maas (1903) und B. Dürken (1919), sowie in unserem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte (Korschelt und Heider, Allgemeiner Teil 1902) ebenfalls geschieht.

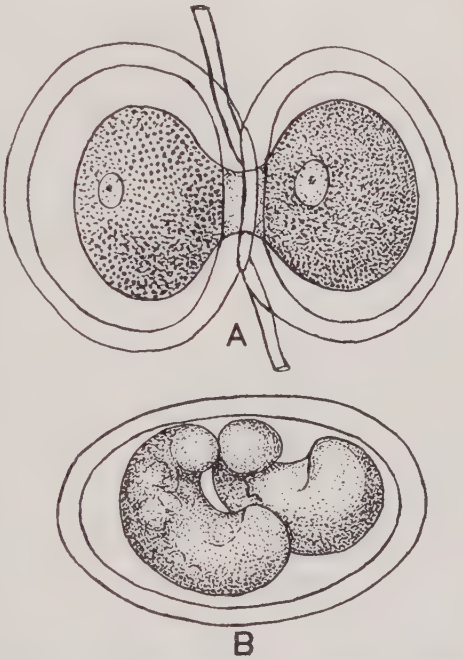


Fig. 342. *Triton taeniatus; A* Einschnüren der Gallerthülle des in Zweiteilung begriffenen Eis durch eine Haarschlinge, *B* die dadurch entstandenen Zwillingsembryonen in der Eihülle (nach Spemann)

Werden an Embryonen und Larven kleinere Teile entfernt,

wie etwa an denen der Amphibien die Anlagen der Extremitäten, so erfolgt deren Neubildung und weiterhin die Ausgestaltung in ähnlicher Weise, wie wir dies früher für die erwachsenen Tiere kennen lernten. Jedoch gewährt die embryonale Regeneration Einblicke in gewisse Entwicklungs- und Bildungsvorgänge, die bei der Regeneration an ausgebildeten Tieren nicht zu gewinnen sind. Um auch dies durch ein Beispiel zu erläutern, sei das eben erwähnte und viel bearbeitete Verhalten der Amphibienextremitäten gewählt. Je nach dem Entwicklungszustand und der Ausführung der Operation ist das Ergebnis ein verschiedenes und läßt Schlüsse auf das gegenseitige Verhalten der Anlagenkomplexe zu, die zur Ausgestaltung der äußeren und inneren Teile führen, etwa der Abhängigkeit der Anlagen des Schultergürtels, der proximalen und distalen Skeletteile der Gliedmaßen usw. Die Wegnahme der Ektodermbedeckung der Gliedmaßenknospe oder ihres Mesoderms erweist sich je nachdem von geringerer oder größerer Bedeutung für den Fortgang der Entwicklung und läßt erkennen, welche Rolle die betr. Anlagenteile dabei spielen. Ähnliches gilt für die Spaltung und für das in Verbindung damit teilweise bewirkte Entfernen bestimmter Anlagenteile im Hinblick auf die sich daraus ergebenden besonderen Bildungen (Harrison 1918, Detwiler 1918). Von ähnlichen Vorgängen und Versuchen war schon vorher die Rede (Kap. 11, 12 und 15 S. 404 und 420ff.); ihr Verständnis wird wesentlich gefördert durch die Überpflanzung embryonaler Bezirke, wie sie von Harrison, Braus, Spemann und zahlreichen anderen Experimentatoren unternommen wurde, doch gehören diese Erscheinungen in das Bereich der Transplantation und können daher erst im zweiten Band dieses Buches behandelt werden.

20. Kapitel

Regeneration und Wachstum

Beim Vergleich der Regenerations- und Entwicklungsvorgänge war deren weitgehende Übereinstimmung festzustellen und unter Umständen erscheint die Regeneration einfach als Entwicklung (Kap. 19 S. 539). Bei dieser sind Neubildungsvorgänge, insbesondere Zellteilungen und Umbildungsvorgänge auf das engste verbunden mit Wachstumsvorgängen und die letzteren beruhen in der Hauptsache auf jenen Zellteilungs- und Differenzierungsprozessen. Neubildungs-, Umbildungs- und Wachstumsvorgänge erscheinen uns als das wesentliche bei der Entwicklung; aus ihnen besteht sie in der Hauptsache und dasselbe trifft für die Regeneration zu.

Wachstum ist die Zunahme der Größe, d. h. des Umfangs und Volumens eines Organismus und seiner Teile. Die Größenzunahme beruht auf der Vermehrung der geformten Substanz durch Abscheidung (Sekretion), des Zellplasmas durch Assimilation und des Zellsaftes durch Aufsaugen flüssiger Substanz (Imbibition), wie Davenport sie auffaßt (Experimental Morphology II, 290). Die „Vermehrung" ist entweder vorübergehend oder bleibend. Das Wachstum betrifft den ganzen Organismus gleichmäßig oder einzelne seiner Teile, wobei es nach Davenport zu den Faktoren der Differenzierung gehört. Nach ihm ist beim normalen Wachstum die Zunahme erst eine langsame, um rasch zur Höhe aufzusteigen und dann bei den meisten Tieren bis auf Null abzufallen. Das frühe Einstellen des Wachstums ist eine besondere Eigenschaft gewisser Organismen und beruht wie die strukturellen Eigentümlichkeiten auf bestimmten Ursachen.

Was hier für das Wachstum im allgemeinen gesagt wird, läßt sich auf dasjenige bei der Regeneration übertragen, wenn man von besonderen Verhältnissen absieht. Sind erhebliche Teile des Körpers verloren gegangen und sollen sie ersetzt werden, so ist eine Neubildung von Zellenmaterial unerläßlich und erfolgt in weitem Um-

fang. Auch bei niederstehenden, verhältnismäßig einfach organisierten Tieren, deren Körper noch sehr bildungsfähig und zu allen möglichen Umgestaltungen geeignet ist, läßt sich die Zellvermehrung und Schaffung neuen Materials nicht vermeiden. Sie setzt schon mit der Wundheilung ein und führt gewöhnlich zur Bildung eines Wundgewebes und indifferenten Regenerationsmaterials, aus dem die Differenzierung der neuen Teile vor sich geht. Bei Hydroidpolypen und Anthozoen sowohl wie bei Planarien und Anneliden sieht man je nach der Art der Verletzung und dem Umfang der verlorengegangenen Körperpartien Neubildungsmaterial in größerer oder geringerer Ausdehnung über der Wundfläche auftreten (Fig. 125 bis 128 und 155 S. 170ff. und 236). Wenn sich das neugebildete Gewebe weiter ausbreitet, etwa gar zu einem Regenerationskegel formt und dieser andauernde Vergrößerung erfährt, so liegt das mit diesen Neubildungen verbundene Wachstum ohne weiteres auf der Hand.

Handelt es sich um kleinere Teilstücke jener bildungsfähigen niederen Tiere, so kann das Wachstum ähnlich wie bei dem noch in der Entwicklung und Ausbildung begriffenen Tier beinahe am ganzen oder doch an einem erheblichen Teil des Körpers vor sich gehen. Durch das Hinzutreten der ebenfalls die Form in bestimmter Richtung ändernden Umgestaltungsvorgänge wird die Zunahme der Körpergröße besonders deutlich. Aber auch dann, wenn die Regeneration an einem beschränkten Teil des Körpers und in bestimmter Richtung erfolgt, vermag sie stark in die Augen zu fallen, es sei nur an das bedeutende Auswachsen des regenerierten Hinterendes der Ringelwürmer oder des Eidechsenschwanzes erinnert (Fig. 264 S. 438 und Fig. 93 S. 128).

Regeneration und Wachstum brauchen nicht an bestimmte Regionen des Körpers gebunden zu sein, sondern können so ziemlich überall an ihm erfolgen, wie das Verhalten jener niederen Tiere zeigt, die sich dadurch in einem entschiedenen Vorteil gegenüber den höheren Tieren befinden, welche diese Fähigkeit nicht oder nicht mehr besitzen. Planarien vermögen vorn und hinten, sowie an den Seiten und an Stücken zu regenerieren, die den genannten Körpergegenden entnommen sind. Neues Bildungsmaterial kann an allen diesen Stellen erzeugt und zur weiteren Entwicklung gebracht werden, so daß die regenerierten Körperteile von diesen Stellen auswachsen. Bei anderen, höherstehenden Würmern ist das nicht mehr möglich. Die Anneliden sind zwar bis zu einem gewissen Grad

zur Kopferneuerung befähigt, lassen darin aber bereits sehr nach oder diese Möglichkeit geht ihnen ganz verloren, während die Schwanzregeneration bestehen bleibt, obwohl auch sie bei manchen Anneliden schon eine beträchtliche Verringerung erfahren kann. Seitliches Auswachsen im Sinne der Planarienregeneration ist ihnen überhaupt nicht mehr gegeben. Das sind übrigens Erscheinungen, die unter einem anderen Gesichtspunkt im nächsten Kapitel behandelt werden müssen.

Der Unterschied im Verlauf des mit der Regeneration verbundenen Wachstums tritt bei den genannten beiden Abteilungen der Würmer (Planarien und Anneliden) besonders deutlich hervor, was offenbar mit der niederen Organisation der einen und der höheren Organisation der anderen, sowie mit ihrer Entwicklungsweise im engen Zusammenhang steht. Wenn Planarien am Vorderende, am Hinterende oder in der Nähe dieser Gegenden, wie an den Seitenteilen verletzt wurden und beträchtliche Teile verloren, so können diese im weitesten Umfang ersetzt werden. Das damit verbundene Wachstum tritt besonders deutlich bei kleinen Teilstücken aus den verschiedenen Körpergegenden hervor, die außer durch Umgestaltung durch Neubildung von Material und dadurch bedingtes Wachstum das ganze herzustellen vermögen.

Den Anneliden ist diese Fähigkeit nicht mehr gegeben. Zwar sind kleine aus ein oder wenigen Segmenten bestehende Teilstücke im günstigsten Fall noch in der Lage, ein neues Vorder- und Hinterende aus sich hervorwachsen zu lassen, doch ist diese Fähigkeit eine recht beschränkte und fehlt zumeist ganz. Das gilt auch für die Neubildung des Vorderendes am ganzen Tier. Meistens sind es nur wenige Segmente, welche an Stelle des verlorenen Kopfendes hervorzusprießen vermögen, zumal wenn der Verlust von vorderen Körperringen ein größerer war.

Regeneration und Wachstum sind also am Vorderende beschränkt, während das Hinterende dazu besser befähigt ist. Wie im nächsten Kapitel zu besprechen sein wird, entspricht dieses Verhalten demjenigen der Embryonalentwicklung. Die Anneliden besitzen eine hintere Wachstumszone, von der nach vorn hin die Differenzierung erfolgt, so wie dies auch in der Ontogenie mit der Ausbildung der Organe von der hinteren Keimzone her geschieht. Am Schwanzregenerat eines Regenwurms wird schon bald mit dem Endsegment die Afteröffnung erkennbar, doch ist von der sonstigen Segmentierung noch wenig wahrzunehmen. Neue Segmente schieben

sich ein und nach vorn hin schreitet ihre Ausbildung fort, so daß die an die alten Körperringe grenzenden die am weitesten differenzierten sind und ihnen an äußerer und innerer Ausgestaltung am ehesten ähnlich werden. Indem sich von der noch indifferenten Zone immer neue Segmente abgliedern, nimmt das Schwanzregenerat an Umfang und Länge andauernd zu, um schließlich zu dem ungemein segmentreichen Hinterende auszuwachsen, wie man es von regenerierenden Lumbriciden kennt (Fig. 209 und 264 S. 367 und 438). Wenn es schon sehr lang, aber noch nicht fertig ausgebildet ist, sind die distalen, dem Endsegment nächsten Ringe noch wenig differenziert und erst undeutlich voneinander getrennt, während die proximalen, dem Hauptkörper anliegenden Segmente scharf abgegrenzt, auch schon recht umfangreich und innerlich bereits weit entwickelt sind.

Die zuletzt besprochenen, mit bedeutender Neubildung von Material und infolgedessen mit starker Größenzunahme, also mit ansehnlichem Wachstum verbundenen Regenerationsvorgänge spielen sich am Körperstamm ab, was im ganzen selten ist, aber in dessen Verlängerung, nämlich am Schwanz auch bei den Wirbeltieren vorkommt. Kennen gelernt haben wir diese Erscheinung bei den Amphibien und deren Larven, bis zu einem gewissen Grad auch bei den Fischen (Fig. 187, 193 und 103, S. 331, 339 und 137), vor allen Dingen aber bei der höchst umfangreichen Schwanzregeneration der Eidechsen (Fig. 92 und 93 S. 128 und Fig. 258—260 S. 432). Auch bei ihr erhebt sich über der Wundfläche am Stumpf des alten Schwanzes ein anfangs flacher, an Größe stetig zunehmender Regenerationskegel, durch dessen weiteres Wachstum und die in ihm stattfindenden Differenzierungen schließlich der ganze lange Schwanz wieder hergestellt wird (Fig. 92 und 93 S. 128). Dabei werden die der Basis näherliegenden Partien früher, die nach der Schwanzspitze zu gelegenen Teile später ausgebildet, was mit dem im nächsten Kapitel zu besprechenden „Differenzierungsgefälle“ (L. v. Ubisch) im ganzen übereinstimmt.

Aus welchen Gründen die Produktion von Material, die Größenzunahme und somit das Wachstum nach besonderer Art der Verletzung am Amphibien- und Fischschwanz in verschiedener Weise erfolgt, soll ebenfalls erst später behandelt werden (vgl. Kap. 21 S. 572). Zum Teil mußte jedoch auf diese Dinge schon früher eingegangen werden, als es sich um die Bedeutung handelte, welche Lage und Richtung der Wundfläche auf die Ausgestaltung des Regenerats haben (Kap. 11 und 12). Bei ungeeigneter Stellung des Regenerats und dem Bestreben, es nach Möglichkeit in die richtigen Beziehungen zum übrigen Körper zu bringen,

spielen Wachstumsvorgänge eine wichtige Rolle. Da dies überdies ganz im allgemeinen für die Ausbildung der Regenerate von einigem Umfang gilt, so lag es in der Natur der Sache, daß deren Größenzunahme und fortschreitendes Wachstum bei den Darstellungen der früheren Kapitel entsprechend zu berücksichtigen waren. Auch darauf, daß sich das Wachstum unter verschiedenen Bedingungen und bei verschiedenen Objekten verschieden verhält, mußte schon wiederholt eingegangen werden. Das lernten wir gerade auch bei dem teilweisen oder völligen Ersatz der Körperanhänge, sowie bei der Schwanzregeneration und derjenigen der Gliedmaßen kennen.

Müssen ganze Gliedmaßen neu gebildet werden, wie wir es von den Amphibien und besonders von den Arthropoden kennen, so kommen dabei Wachstumsvorgänge von recht erheblichem Umfang in Frage, zumal wenn es sich um so langgestreckte Extremitäten handelt, wie sie als Fühler und Beine bei Krebsen, Spinnen und Insekten neu gebildet werden können (Fig. 112, 113, 146 und 299 S. 150ff., 211 und 476).

Der Verlauf des Wachstums und der mit ihm in Verbindung stehenden Differenzierung unterliegt anscheinend mannigfachen Verschiedenheiten, soweit wir mit einiger Sicherheit darüber unterrichtet sind. Über der Wundfläche tritt ein Regenerationskegel auf, der weiter auswächst und infolge der an und in ihm stattfindenden Differenzierungen die Extremität aus sich hervorgehen läßt. Bei der regenerierenden Amphibienextremität schreitet das Wachstum von der Basis nach der Spitze fort. Am frühesten ausgebildet erweisen sich die über der Wundfläche gelegenen proximalen Partien und erst allmählich werden die zunächst noch aus indifferenten Zellenmaterial bestehenden distalen Teile des Regenerationskegels in die Differenzierung einbezogen Fig. 94—101 S. 130 ff.).

Diesem Entwicklungsvorgang nicht unähnlich kann sich auch die Regeneration der Arthropodenextremität verhalten, obwohl ihre ganze Organisation so außerordentlich verschieden von derjenigen einer Wirbeltiergliedmaße ist. Wie bei dieser können Wachstum und Differenzierung an der Basis beginnen und nach der Spitze zu fortschreiten. Das gilt sowohl für einzelne Vertreter der Insekten, wie für Spinnen und Krebse. Ebenso die äußere Gliederung wie die Ausbildung der inneren Teile erfolgt zuerst an den proximalen und weiter fortschreitend bis zu den distalen Partien. Doch ist dafür eine bestimmte Regel nicht aufzustellen. So können bei den Insekten zuerst die Fußklauen oder bei den höheren Krebsen (*Astacus*) ebenfalls zuerst die Endglieder der Beine ausgebildet werden und dann erst die mehr proximal gelegenen Glieder folgen,

wobei aber dann doch wieder das Basalglied zunächst und nachher erst die distaleren Glieder ausgebildet werden (so bei den Käfern nach Megusar 1908), so daß schließlich doch die Differenzierung eine zentrifugal verlaufende ist (man vgl. hierzu S. 152 und 328).

Selbst bei nahe verwandten Arten oder sogar bei ein- und demselben Tier kann die Differenzierungsrichtung der regenerierenden Gliedmaßen verschieden sein, indem z. B. weiter nach vorn gelegene Extremitäten sich anders wie die hinten liegenden verhalten. Außer der Lage am Körper kommt auch dessen Ausbildungszustand in betracht, insofern die vor der Häutung angelegte, distal differenzierte Gliedmaße die weitere Ausbildung vom Basalglied aus proximalwärts durchmacht. Die mehrfach daraufhin untersuchten Antennen der Asseln z. B. entwickeln zuerst die basalen Glieder des Schaftes distalwärts und sodann von der unterdessen angelegten Spitze aus die übrigen Glieder in proximaler Richtung. Hier vollzieht sich der Verlauf des Regenerationsprozesses anscheinend ohne feststehende Regel so, wie es am geeignetsten für die möglichst rasche und vollständige Herstellung des Ganzen ist.

Vorwiegend an den Extremitäten der Arthropoden wurden auch die Untersuchungen angestellt, welche den zeitlichen Ablauf der Regenerationserscheinungen zu dem des gewöhnlichen Wachstums in Beziehung setzen und H. Przibram (1917) zu dem von ihm in mehreren Arbeiten vertretenen Satz führten, daß „die tierische Regeneration als ein beschleunigtes Wachstum“ aufzufassen sei. Zu diesem Ergebnis gelangte er durch seine Beobachtungen über den gewöhnlichen Wachstumsverlauf an den Beinen einer Gottesanbeterin (*Sphodromantis bioculata*) im Vergleich zu deren regenerierenden Beinen. Bei genauer Vornahme der Messungen an der Schiene (Tibia) zeigte sich deren Größenzunahme ungleich beträchtlicher an den in Regeneration als an den im gewöhnlichen Wachstum befindlichen Beinen. Auf Grund von Berechnungen, die Przibram (1919) nach den Befunden eigener und der Untersuchungen anderer Autoren über regenerierende Arthropodenextremitäten, aber auch über verschiedene Körperteile anderer Tiere anstellte, glaubte er die Auffassung der tierischen Regeneration als beschleunigtes Wachstum verallgemeinern zu dürfen. Darin fand er eine gewisse Zustimmung durch die von Krizenecky (1916) am Mehlkäfer (*Tenebrio*) ausgeführten Versuche und auch die ebenfalls an den Beinen von Insekten (Eintagsfliegen, *Cloë*) von L. v. Ubisch (1915) vorgenommenen Unter-

suchungen lassen sich in diesem Sinn deuten. Der letztere Autor legte überdies im Hinblick auf die Beziehungen zur Embryonalentwicklung und des damit in Verbindung stehenden „Differenzierungsgefälles“ (1922) besonderes Gewicht auf die verschiedene Schnelligkeit im Verlauf des Wachstums bzw. der Regeneration an den weiter vorn oder hinten liegenden Körperanhängen, worauf im nächsten Kapitel zurückzukommen sein wird (S. 571ff.).

Schon früher war die Beobachtung gemacht worden, daß beim Verlust mehrerer Gliedmaßen, z. B. bei Käfern (Megusar 1908) die Regeneration rascher verläuft, als wenn sie nur an einem einzigen Bein erfolgt oder daß überhaupt ein größerer Defekt verhältnismäßig schneller als ein kleinerer repariert wird. Werden einem Krebs (*Cambarus*) gleichzeitig beide Scheren und die beiden letzten Gangbeinpaare weggenommen, so geht nach den Beobachtungen von Zeleny (1905) die Regeneration rascher vor sich, als wenn nur eine Schere entfernt würde.

Eine stärkere Regenerationsenergie bei größerer Wundfläche oder beim Verlust umfangreicherer Körperteile ist auch von ganz andersartigen Tieren bekannt. Nach den ebenfalls von Zeleny an dem Schlangenstern *Ophyoglypha lacertosa* angestellten Versuchen erfolgt die Regeneration der Arme rascher, wenn gleichzeitig mehrere Arme entfernt wurden, als wenn dies nur mit einem einzigen Arm geschieht. Bei der Meduse *Cassiopea* stellte Stockard (1909) einen bedeutend rascheren Verlauf der Regeneration fest, wenn ihr alle acht Arme, als wenn ihr nur einer oder einige Arme genommen wurden. Auch nimmt die Schnelligkeit des Wachstums mit dem Annähern der Wundfläche an die Scheibenmitte der Meduse zu.

Schneller und energischer Regenerationsverlauf beim Verlust größerer Körperpartien im Gegensatz zu dem langsamen Ablauf beim Entfernen geringerer Massen wird auch bei den Anneliden beobachtet und offenbar verhalten sich andere Tiere, wie z. B. die Planarien, ähnlich. Bei den Lumbriciden ist dieses Verhalten besonders am Hinterende zu erkennen, an welchem kleine Segmentstrecken nur langsam, längere, segmentreiche Stücke hingegen verhältnismäßig viel rascher ersetzt werden. Das geht bei ihnen soweit, daß die Regeneration geradezu über ihr Ziel hinausschießt und sogar mehr als die verlorenen Teile liefert, insofern sich die neugebildeten Schwanzenden zuweilen segmentreicher als die in Verlust geratenen erweisen. An kleinen, aus einer geringen Zahl von Segmenten bestehenden Teilstücken des Lumbricidenkörpers wachsen in ganz

kurzer Zeit lange, äußerst segmentreiche Regenerate hervor und zwar schneller als das bei einem sonst vollständigen Wurm geschieht, der einen weit geringeren Teil seiner Körpermasse verloren hat.

Ob und inwieweit bei diesen Erscheinungen der fehlende oder vorhandene Einfluß der übrigen Körperteile oder des Gesamtkörpers eine Rolle spielt, inwiefern die Körperregion, der ganze Zustand des Tieres und andere Bedingungen in Frage kommen, mußte zum Teil in den vorhergehenden Kapiteln erörtert werden und ist auch in den weiter folgenden noch zu besprechen. Aus den schon mehrfach hervorgehobenen engen Beziehungen des Wachstums zur Regeneration ergibt sich dies von selbst. Die das Wachstum im allgemeinen behandelnden Darstellungen, die von Davenport, Minot, Robertson, Rubner, Rhumbler, Friedenthal, Mendel, Rössle, J. W. Harms u. a. kommen auch für die Regeneration in Betracht; hier sei nur noch auf die kürzlich erschienene eingehende zusammenfassende Darstellung von G. Levi (1925) verwiesen.

21. Kapitel

Regeneration und Organisation

1. Die Beziehungen der Regeneration zur Organisationshöhe

Es ist eine bekannte Tatsache, daß die Regenerationsfähigkeit mit zunehmender Organisationshöhe zurücktritt, wenigstens was das Reparationsvermögen betrifft. Repetierende oder physiologische Regeneration spielt noch in unserem eigenen Körper eine wichtige Rolle, wie man aus dem Verhalten der Oberhaut und ihrer Bildungen, des Blutgewebes und anderer Organe erkennt, bei denen Verbrauch und Ersatz von Zellenmaterial ein beträchtlicher ist, während sich die Reparationsfähigkeit am Körper des Menschen und der Säugetiere, wie überhaupt der höheren Wirbeltiere auf die Wundheilung beschränkt. Obwohl diese im Ersatz verlorengegangener Gewebsteile recht erhebliches leistet, wie aus der im 9. Kapitel gegebenen Darstellung ersichtlich ist, läßt sie sich dennoch nicht im entferntesten vergleichen mit dem teilweise noch bei den niederen Wirbeltieren bestehenden und bei vielen wirbellosen Tieren stark ausgebildeten Reparationsvermögen, das zur Wiederherstellung umfangreicher Körperteile mit den zugehörigen Organen führt.

Gerade die Wirbeltiere bieten ein ausgezeichnetes Beispiel für das Zurückgehen der Regenerationsfähigkeit mit zunehmender Organisationshöhe. Während bei den Säugetieren und Vögeln eigentlich nur die Wundheilung in Betracht kommt, denn die Schnabelregeneration der letzteren beruht in der Hauptsache auf einem der physiologischen Regeneration nahestehenden Ersatz einer epidermoidalen Bildung, so kann schon bei den Reptilien ein so umfangreicher Körperteil wie der Eidechsenschwanz mit fast allen seinen Bestandteilen neugebildet werden und die Amphibien sind sogar in der Lage, verloren gegangene Gliedmaßen zu ersetzen. In dieser Beziehung wie auch hinsichtlich der am Fischkörper möglichen Reparation sei auf das früher Mitgeteilte verwiesen (Kap. 5 S. 128ff. und 137).

Die Wirbeltiere zeigen aber auch schon, wie verschieden innerhalb einzelner Abteilungen das Regenerationsvermögen ausgebildet

sein kann und wie abweichend sich in dieser Beziehung einander nahestehende Tiere verhalten können. Dafür bieten die Amphibien ein geeignetes Beispiel. Während die Salamander sowohl im ausgebildeten wie im Jugendzustand die abgetrennten Gliedmaßen sogar mehrmals nach einander zu regenerieren vermögen, sind die Frösche dazu nicht mehr befähigt, höchstens daß bei einigen Anuren noch eine gewisse Möglichkeit dafür vor Abschluß der Metamorphose besteht, oder daß wenigstens die Finger als Stümpfe regeneriert werden, ohne daß sie jedoch eine weitere Ausbildung erfahren.

Es ist dieselbe Erscheinung wie in anderen Abteilungen des Tierreichs. Im vorliegenden Fall liegt sogar die Annahme besonders nahe, daß mit der höheren Differenzierung das Regenerationsvermögen zurückgegangen ist, denn man wird kaum daran zweifeln, daß die Urodelen die niedere, die Anuren hingegen die höhere Stufe der Amphibien darstellen. Ob darin wirklich der ausschlaggebende Faktor zu sehen ist und inwieweit andere in der Organisation oder Biologie der Tiere liegende Ursachen in Frage kommen, muß fraglich erscheinen, wenn man das Verhalten von Tieren aus anderen Abteilungen damit vergleicht.

Wenn die Regenerationsfähigkeit im ganzen oder auch nur in gewissen Beziehungen zurückgeht, kann sie in anderen bestehen bleiben; so ist es auch bei den Amphibien, indem die Anuren zwar die Fähigkeit der Extremitätenregeneration so gut wie vollständig verloren, jedoch diejenige zum Ersatz des Schwanzes im Larvenzustand beibehielten, wie sie auch den Urodelen im jugendlichen und ausgebildeten Zustand eigentümlich ist.

Ungemein weitgehend ist das Regenerationsvermögen der Tunicaten, besonders der Ascidien, wie schon früher gezeigt wurde (S. 139 und 368). Demgegenüber ist die Regenerationsfähigkeit bei den Mollusken nur wenig entwickelt; zwar ist sie vorhanden, aber es sind doch nur recht geringe Teile des Körpers, die neu gebildet werden. Sind die Weichtiere nun gegen die Manteltiere als besonders hoch differenziert anzusehen? Davon kann doch kaum die Rede sein; jedenfalls fehlt jeder Anhaltspunkt dafür. Überhaupt ist es schwer, eine Entscheidung darüber zu treffen, welche von zwei ganz verschiedenartig organisierten Tierformen höher und welche weniger hoch differenziert sind. Wenn die Mollusken wie die Vertreter mancher anderen Abteilungen des Tierreichs ein verhältnismäßig geringes Regenerationsvermögen zeigen, so müssen andere

Gründe dafür maßgebend sein, die in der gesamten Organisation wie in den Lebensverhältnissen dieser Tiere zu suchen sind.

Den Arthropoden mit ihrem von dem Chitinpanzer fest umkleideten und dadurch anscheinend wenig bildungsfähigen Körper möchte man von vornherein keine besonders große Regenerationsfähigkeit zuschreiben und dennoch ist sie bei ihnen ziemlich gut ausgebildet und weit verbreitet. Außerdem sind wir geneigt, die Gliedertiere als recht hoch differenziert anzusehen und sie aus diesem Grunde für nicht besonders regenerationsfähig zu halten. Für den Körperstamm trifft dies auch zu; es sind vor allem die Körperanhänge, also die Gliedmaßen, die ihrerseits gegliedert und oft nur lose mit dem Körper verbunden sind, so daß sie ganz oder teilweise leicht verloren gehen und ihre Ersatzfähigkeit von großer Bedeutung für diese Tiere ist. Dementsprechend sieht man sie durch die einzelnen Abteilungen der Gliedertiere, von den Krebsen bis zu den Insekten verbreitet.

Wenn es den Anschein hat, als ob manche Arthropoden, besonders Insekten in dieser Hinsicht weniger begünstigt wären, so ist, abgesehen von ihrer Zartheit, die Tatsache in Betracht zu ziehen, daß sie im ausgebildeten Zustand nur verhältnismäßig kurze Zeit leben und während dessen keine Möglichkeit haben, sich nach dieser Richtung zu betätigen. Die länger lebenden, jugendlicheren und bildungsfähigeren Larven besitzen daher das Regenerationsvermögen, welches den ausgebildeten Tieren zu fehlen scheint.

Die Frage, ob es in der Organisation oder anderen Ursachen begründet liegt, daß manche Gliedertiere mehr, andere weniger regenerationsfähig sind, soll teils aus den schon erwähnten Gründen, teils aber auch deshalb nicht aufgeworfen werden, weil die betreffenden Erscheinungen noch nicht genügend geprüft wurden, als daß sich ein abschließendes Urteil darüber fällen ließe.

Recht bemerkenswerte Verhältnisse hinsichtlich des gut ausgebildeten, zurücktretenden und gänzlich mangelnden Regenerationsvermögens bieten die Würmer. Wir erfuhren, wie weit es bei manchen Anneliden geht, wie es bei anderen Ringelwürmern jedoch nur wenig entwickelt ist, um wieder bei anderen noch stärker zurückzutreten oder so gut wie gänzlich zu fehlen. Bei den Blutegeln z. B. ist es in kaum nennenswerter Weise vorhanden. Gegenüber anderen Anneliden dürfen die Hirudineen wohl mit Recht als spezialisierte und höher differenzierte Formen bezeichnet werden und die Annahme von dem Zurücktreten der Regenerationsfähigkeit in Verbindung mit höherer Differenzierung träfe demnach für sie

zu. Vielleicht ließe sich dasselbe hinsichtlich des weniger weitgehenden Regenerationsvermögens gegenüber demjenigen der limikolen Oligochaeten sagen, bei denen es offenbar weit besser entwickelt ist, besonders wenn man an *Lumbriculus* denkt. Bei anderen Limikolen hingegen kann von einer so weitgehenden Zerteilungs- und Ersatzfähigkeit gar nicht die Rede sein und es bestehen innerhalb der kleineren Gruppe erhebliche Verschiedenheiten, die sich ebensowenig wie andere in der größeren Abteilung der Anneliden, etwa bei den Polychaeten durch den höheren oder geringeren Differenzierungsgrad erklären lassen. Allerdings kommt noch ein anderes Moment hinzu, nämlich die ebenfalls recht verschiedenartig verteilte Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, die auch bei den ähnlich liegenden Verhältnissen der Plattwürmer in Betracht zu ziehen ist.

Sehr bekannt ist das mit Regeneration verbundene Teilungsvermögen einiger rhabdocölen Turbellarien (Mikrostomiden, Catenuliden). Andere Rhabdocöle pflanzen sich weder auf ungeschlechtlichem Wege fort, noch vermögen sie verlorene Körperteile in einem irgendwie erheblichem Umfang zu ersetzen. Ganz ähnliche Verschiedenheiten bestehen bei den Planarien, die wegen ihrer in jeder Beziehung ungemein stark entwickelten Bildungsfähigkeit in den vorstehenden Kapiteln immer wieder herangezogen werden mußten. So erscheint es sehr auffällig, daß dies durchaus nicht für alle Planarien zutrifft, sondern einige von ihnen wie *Planaria torva* und *Dendrocoelum* nur ein ziemlich geringes Regenerationsvermögen besitzen. Das gleiche gilt auch für die Polycladen. Den betreffenden Turbellarien gerade eine höhere Differenzierung zuzuschreiben, liegt keine rechte Veranlassung vor. Auch bei diesen Tieren müssen andere Ursachen vorhanden sein, die ihre Regenerationsfähigkeit in einem Fall begünstigen, im anderen Fall unterdrücken.

Auffallenderweise können sogar einander so nahestehende Tiere wie die Varietäten ein und derselben Art ein recht verschiedenes Regenerationsvermögen aufweisen. Nach den Feststellungen von Nusbaum und Oxner ist die schmale Rasse des *Lineus ruber* weit regenerationsfähiger als die breite Form dieser Nemertinenart.

Über ein etwaiges Regenerationsvermögen der Trematoden ist mir nichts bekannt geworden. Bei den ungezählten Exemplaren von *Fasciola hepatica* und *Dicrocoelium lanceolatum*, die mir im Lauf der Jahre durch die Hand gingen, sind mir niemals als Reparation verlorener Teile zu deutende Bildungen aufgefallen. Ob sie als Parasiten innerer Organe gegen Verletzungen geschützt sind und ob

sich ihre Regenerationsfähigkeit bei der Möglichkeit geeigneten Haltens erweisen ließe, entzieht sich meiner Beurteilung.

Wenn die Medusen im ganzen weniger regenerationsfähig sind als die Polypen, so liegt es in der Tat nahe, dafür ihre höhere Differenzierung verantwortlich zu machen, denn an ihr wird man kaum zweifeln wollen. Die Polypen, zumal die Hydroidpolypen, gelten für besonders ursprünglich und dementsprechend besitzen sie jenes außerordentlich weitgehende Regenerationsvermögen, das wir bereits früher von ihnen kennen lernten (Kap. 5 S. 179). Übrigens bleibt dieses zwar nicht in so starkem, aber doch in einem recht bedeutenden Maße auch dann erhalten, wenn der Polyp in einen zweifellos höheren Ausbildungs- und Differenzierungszustand übergeht, wie dies bei den Anthozoenpolypen mit ihren komplizierten morphologischen und histologischen Bauverhältnissen der Fall ist. Von den Anthozoen, besonders von den Actinien hörten wir ebenfalls bereits, daß sich diese Polypen nicht nur durch Teilung fortpflanzen, sondern sich auch in sehr kleine Teilstücke zerlegen lassen, die sich wieder zu mehr oder weniger vollständigen Tieren entwickeln. Hier läßt sich also nicht sagen, daß die höhere Differenzierung ungünstig auf das Regenerationsvermögen eingewirkt hätte.

2. Das Verhalten der Tiere mit Zellkonstanz zur Regeneration

Gegenüber den Abteilungen der Würmer, wie den Turbellarien und Anneliden, bei denen ein sehr weitgehendes Regenerationsvermögen vorkommt, fallen andere dadurch auf, daß es ihnen anscheinend gänzlich fehlt, nämlich die Nematoden und Rotatorien. Allerdings sind sie wohl noch wenig daraufhin untersucht worden. Nach meinen eigenen Erfahrungen erwies sich dies ziemlich ergebnislos (Kap. 5 S. 172). Wenn auch bei den Nematoden kleine Ansätze zum Ersatz des verlorenen Hinterendes gemacht werden, so bleibt es dabei und irgendwelche erhebliche Neubildung kommt nicht zustande. Regeneration bei Rädertieren ist mir nicht bekannt geworden, mit Ausnahme des einen Falles von *Stephanoceros*.

Die Nematoden gehören zu denjenigen Tieren, deren Zellenfolge in der Embryonalentwicklung von den ersten Teilungen der befruchteten Eizelle bis zu den mit aller Genauigkeit erkennbaren Anlagen der Organe verfolgt werden konnte, wie ältere und neuere, Untersuchungen ergaben (H. E. Ziegler, O. zur Strassen, Boveri Spemann, Martini u. a.). Die Entwicklung ist eine, zum Teil sogar sehr streng determinierte und wenn auch bei den ausgebildeten

Nematoden ein großer Zellenreichtum der Organe vorherrscht, so ließ sich doch in einigen von ihnen, so in den Sinnesorganen, dem Nervensystem und der Muskulatur eine bestimmte Zellenzahl feststellen (Martini, Goldschmidt, Höppli 1925).

Nach den eingehenden Untersuchungen Martinis, die von anderen Forschern bestätigt wurden, gilt die Zellkonstanz in hohem Maße für die Rädertiere. Da die Zellenzahlen bei ihnen verhältnismäßig gering sind, konnten sie für die einzelnen Organe mit großer Sicherheit festgestellt werden und erwiesen sich durchgehends als konstant. Dementsprechend erlischt die Teilungsfähigkeit der Zellen schon sehr früh und ihre Zurückführung auf die embryonalen Zellen ist von selbst gegeben. Die Entwicklung ist ebenfalls determiniert und läßt sich von den frühesten Stadien bis zu den Organanlagen mit Sicherheit verfolgen (Nachtwey 1925).

Die Vermutung liegt nahe, daß Tiere, deren einzelne Körperteile aus bestimmten Zahlen nicht mehr teilungsfähiger Zellen bestehen, zum Ersatz verlorener Teile unfähig sind, es müßte denn die Möglichkeit einer Rückdifferenzierung der spezialisierten Zellen und die Wiederaufnahme der Vermehrungsfähigkeit vorhanden sein. Die bisherigen Wahrnehmungen sprechen nicht gerade für die letztere Annahme. Auch von den Bärtierchen (Tardigraden), die offenbar stark zur Zellkonstanz neigen und sie in einigen Organen mit Bestimmtheit erkennen lassen, wird angegeben, daß sie unfähig seien, auch die geringste Gewebsverletzung wieder auszugleichen. Sie wären nur imstande, eine neue Cuticula und einen neuen Kauapparat zu bilden, soweit er chitiniger Natur ist (H. Baumann 1921).

Auffällig erscheint es bei dieser Lage der Dinge, daß ein Rädertier, *Stephanoceros Eichhorni*, sowohl im jugendlichen wie im ausgebildeten Zustand die vom Körper abgetrennten armartigen Fortsätze am Vorderende neu zu bilden vermag und zwar im Jugendzustand alle fünf, später immerhin einen oder den anderen Arm (Fig. 343), wie von Ch. Jurczyk unlängst hier festgestellt wurde. Diese scheinbare Ausnahme dürfte allerdings darauf zurückzuführen sein, daß die Protoplasmalage unter der Cuticula der Arme keine Kerne enthält und nur als Ausläufer des Protoplasmakörpers der Zellen anzusehen ist, die den Zellenkranz am Grund der Arme bilden. Diese Zellen sind es also, denen der Ersatz der Arme zu verdanken ist und eine Neubildung von Zellen findet dabei gar nicht statt. Dafür spricht auch, daß ein zu tief am Grund abgeschnittener Arm nicht regeneriert wurde, während dies mit den anderen vier Armen

geschah, deren Basalzelle nicht so stark verletzt war. Somit fügt sich das Verhalten von *Stephanoceros* trotz der bei diesem Rädertier stattfindenden Armregeneration dennoch demjenigen anderer Tiere ein, die durch Zellkonstanz ausgezeichnet und zu echter Regeneration unfähig sind.

Diese Auffassung und die noch nicht veröffentlichten Befunde von Ch. Jurczyk finden volle Bestätigung durch soeben bekanntgegebene Untersuchungen von L. v. Ubisch (1926), der die Regeneration der Arme (seines Reusenapparates) ebenfalls im vollen Umfang feststellte und sie in ähnlicher Weise erklärt, wie dies vorstehend geschah. Die mitgeteilten Abbildungen entsprechen ganz den von Ch. Jurczyk angefertigten, von denen hier nur einige wiedergegeben sind (Fig. 343) und die mit den übrigen Ergebnissen an anderer Stelle ausführlich veröffentlicht werden sollen.

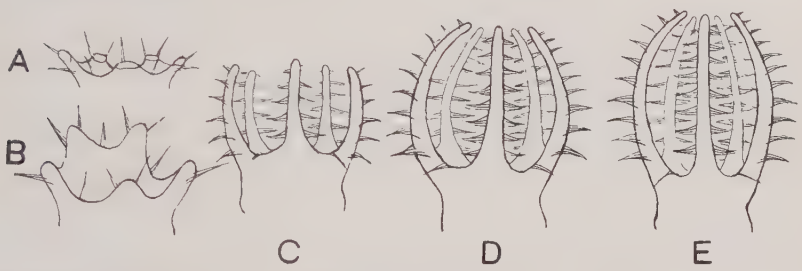


Fig. 343. Regeneration der Fortsätze am Räderapparat von *Stephanoceros Eichhorni; A* unmittelbar nach dem Abschneiden, *B* nach 4 Stunden, *C* am 2. Tage, *D* und *E* am 5. und am 7. Tage, die Arme sind wiederhergestellt (nach Ch. Jurczyk 1926)

Bis zu einem gewissen Grad zellkonstante Tiere und solche die wenigstens eine Hinneigung zu dieser Besonderheit der Organisation zeigen, giebt es auch sonst noch, Acanthocephalen, Temnocephalen, selbst Anneliden (Reisinger 1925). Bei anderen Anneliden, Oligochaeten, und Hirudineen, kommen im Zentralnervensystem gewisse konstante Elemente (Riesenganglienzellen und die dazu gehörigen Nervenfasern) vor und bei den Blutegeln soll die Zahl und Lage der Ganglienzellen eine ganz bestimmte sein (Apathy). Daß die Regenerationsfähigkeit der Hirudineen eine sehr geringfügige, wohl auch völlig fehlende ist, wurde schon früher erwähnt; möglicherweise ist die Ursache dieses Verhaltens in den besonderen Organisationsverhältnissen zu suchen. Derselbe Schluß konnte auch bei anderen Tieren z. B. beim *Amphioxus* gezogen werden, der solche konstante Elemente im Rückenmark aufweist und dessen Regenerationsvermögen nur ein sehr geringes ist. Das gleiche

läßt sich auch für andere Tiere vermuten, die gewisse konstante Elemente im Zentralnervensystem besitzen, wie dies für die Gastropoden gilt, doch können darüber erst eingehendere Untersuchungen Aufschluß geben.

3. Regeneration in verschiedenen Körperregionen

A. Coelenteraten

Eigentlich erscheint es beinahe selbstverständlich und deshalb einer besonderen Erörterung nicht bedürftig, daß in bestimmten Körperregionen sonst gut regenerierender Tiere das Regenerationsvermögen zurücktritt oder sogar völlig erlischt. Wenn bei einem so ungemein regenerationsfähigen Tier wie *Hydra* die abgetrennten Tentakel nicht mehr zu regenerieren vermögen, so liegt dies eben an der zu starken Spezialisierung ihrer Zellenelemente. Aus dem gleichen Grund weniger regenerationsfähig sind auch die entgegengesetzt gelegenen, d. h. die Teile in der Umgebung der Fußscheibe. Überhaupt nimmt die Regenerationsfähigkeit des Polypen von der Mundpartie gegen den Fuß hin immer mehr ab (W. Kölitz). Auch J. Gross (1925) stellte das geringere Reparationsvermögen in der Nähe der Fußgegend bei den Hydren fest (Kap. 5 S. 181).

Bei anderen Hydroidpolypen wie bei den Polypen der Scyphozoen sind ähnliche Erscheinungen anzutreffen, nur wird sich das „Differenzierungsgefälle", wie L. v. Ubisch sie neuerdings nennt, nicht gerade in der für *Hydra* angegebenen Weise zu verhalten brauchen. Bei *Hydra* selbst ist bereits eine Abweichung davon zu verzeichnen, indem die ganz vorn gelegenen Tentakel überhaupt nicht regenerieren, was seinen Grund in der besonderen Art der Verwendung dieser Körperanhänge und in der damit zusammenhängenden starken Spezialisierung hat. Die ausgedehnten Versuche von Child an Hydroiden und besonders die an Anthozoen-Polypen angestellten Versuche lassen die Verschiedenheit der einzelnen Körperregionen in der Befähigung zur Neubildung von Teilen erkennen, und sie werden durch die Ergebnisse der anderen, schon früher genannten Autoren bestätigt (Carlgren, Torrey, Hazen, Moszkowsky, Davis, Landauer u. a. Kap. 5 S. 184). Bei den Actinien vermag wohl die basale Partie die fehlenden Teile neu zu bilden, nicht aber sind die oberen Teile befähigt, eine wirkliche vollständige Fußscheibe zu liefern (Carlgren 1925). Bei der Scyphomeduse *Cassiopea* stellte Stockard fest, daß sich die Regeneration um so rascher vollzieht, je weiter

die Verletzung vom Schirmrand bis zur Mitte reicht, während sie an den Wunden in der Nähe des Randes langsamer vor sich geht.

An den Stöcken der Hydroidpolypen finden sich Verschiedenheiten hinsichtlich der mehr gegen die Spitze oder gegen die Wurzel hin gelegenen Partien, sei es, daß diese sich je nach der Lage der Wundfläche am Stock mehr oder weniger regenerationsfähig erweisen, sei es, daß dies die aus dem Stock herausgeschnittenen Stücke betrifft. Freilich spielt dabei auch die Größe des Stockes eine Rolle und andere Faktoren kommen hinzu (Driesch, Morgan, Stevens, Gast und Godlewski u. a.). Bei einem aller seiner Hydranthen beraubten, in drei Teile zerlegten Stock der *Pennaria* erfolgte die Neubildung der Köpfchen in weit vollständigerer Weise am apikalen als am mittleren und besonders am basalen Stück (Fig. 344 *A*—*C*). Im Verlauf von 24 Stunden zeigte sich am oberen Teilstück bereits eine recht große Zahl von Hydranthen, während sie am mittleren Stück kleiner und noch weit geringer am unteren Stück war (Fig. 344). Von den bei diesem (mit frei im Wasser aufgehängten Stammstücken unternommenen) Versuch am basalen Ende erscheinenden (heteromorphen) Köpfen (Fig. 344 *A*—*C*) war schon vorher die Rede (Kap. 17 S. 511).

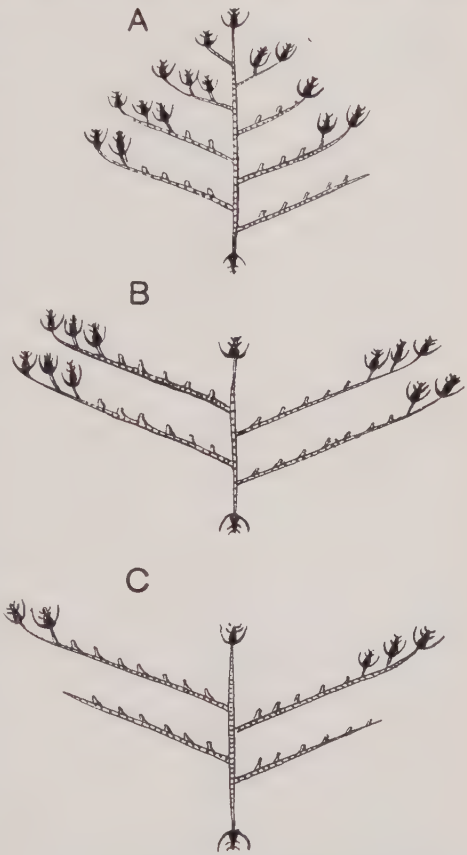


Fig. 344. Der in drei Stücke zerlegte und aller Köpfchen beraubte Stamm von *Pennaria Cavolinii* nach Verlauf von 24 Stunden, wobei nur die ausgebildeten Hydranthen, nicht die Knospen berücksichtigt sind; am basalen Ende je ein heteromorphes Köpfchen, *A* das apikale, *B* das mittlere, *C* das basale Teilstück (nach Gast und Godlewski)

Nach dem Ergebnis dieser Versuche nimmt die Fähigkeit zur Neubildung der Hydranthen vom Gipfel nach der Basis stetig ab.

Das entspricht der Ausbildung des Stockes, wonach die apikalen Partien, die später entstandenen, jüngeren Teile, die basalen hingegen die älteren sind. Das „Differenzierungsgefälle“ stimmt in dieser Beziehung mit der Entwicklung des Stockes überein, indem seine jüngeren Bestandteile als die bildungsfähigeren erscheinen. Daß die basalen Stammstücke der *Pennaria* (nach den Beobachtungen von Gast und Godlewski) mehr als die mittleren zur Stammverlängerung neigen, daß die Bildungsfähigkeit also vom Gipfel nach der Basis zunimmt, braucht noch nicht gegen jene Annahme zu sprechen, sondern kann andere Gründe haben, zumal diese regenerativen Bildungsvorgänge einfach als Fortsetzung der ontogenetischen erscheinen. Das Wachstum erfuhr nur eine Unterbrechung und wird nach dieser in der früheren Weise wieder aufgenommen.

Auffallend erscheint in dieser Verbindung die Bildung heteromorpher Köpfchen an der entgegengesetzten Wundfläche (Fig. 344 *A—C*). Wenn man den Stock mit dem Einzelpolypen vergleichen darf, so hörten wir, daß dieser bei den Actinien nie eine Fußscheibe, wohl aber eine (heteromorphe) Tentakelkrone zu bilden in der Lage ist. Heteromorphe Kopfbildung (am Basalende der Einzelpolypen) lernten wir auch bei den Hydroiden kennen (Fig. 321—326 S. 512 ff.).

Wie aus den älteren Untersuchungen von Driesch, Morgan, Stevens, Cerfontaine, Gast und Godlewski zu entnehmen ist, bestehen in der Bildungsfähigkeit der einzelnen Regionen des Hydroidenstockes gewisse Schwankungen, so auch nach der Richtung, welche Art von Neubildungen an ihnen erscheinen, ob Fortsetzungen des Stammes nach dem apikalen oder basalen Ende, neue Zweige oder auch Wurzeln gebildet werden. Die Neigung zur Lieferung des einen oder anderen Gebildes kann sich sogar ändern und bei wiederholter Regeneration als verschieden erweisen. Sie hängt also nicht nur von der Region, sondern noch von anderen, zum Teil äußeren Faktoren ab; eine Gesetzmäßigkeit hinsichtlich der Abhängigkeit von den Körperregionen läßt sich einstweilen nicht festlegen.

B. Echinodermen

Schon durch die älteren Versuche von H. D. King (1898) an Seesternen war festgestellt worden, daß die Regenerationskraft am größten in der Nähe der Scheibe ist und daß sie gegen die Spitze der Arme abnimmt. Stockard (1909) machte an zwei Arten von Schlangensternen (*Ophiocoma*) dieselbe Erfahrung, indem die Arme um so rascher regenerierten je näher sie an der Basis entfernt wurden und um so langsamer je mehr sich die Schnittfläche der Armspitze

näherte. Damit stimmen auch die von Schapiro (1914) an verschiedenen Seesternarten gemachten Wahrnehmungen überein, wonach die Regenerationskraft an der Basis des Armes am stärksten, an der Spitze am schwächsten ist.

Daß von der Ventralfläche des Seesternarmes dessen weggenommene Rückenfläche ersetzt werden kann, aber nicht umgekehrt die Bauchfläche von der Rückenfläche, wurde schon früher (S. 162) erwähnt und muß noch in anderer Verbindung besprochen werden (Kap. 22 S. 602). Hier sei im Hinblick auf die in Kap. 20 und 21 behandelten Erscheinungen noch hinzugefügt, daß nach der von Schapiro gegebenen Darstellung die Neubildung der Skelettplatten und damit auch anderer Bestandteile des Seesternarms in einer von der Embryonalentwicklung abweichenden Weise verläuft und somit wieder ein Fall vorliegt, in welchem die Regeneration keine Wiederholung der Ontogenie ist (vgl. Kap. 10, 18 und 19).

C. Planarien und Nemertinen

Bei den Planarien bestehen ähnliche Unterschiede zwischen der Leistungsfähigkeit der einzelnen Körperregionen hinsichtlich der regenerativen Neubildung von Teilen. Allerdings sind sie nach den ungemein eingehenden Untersuchungen von Child nicht unter eine so einfache Regel zu bringen. Um zunächst nur einige dieser Ergebnisse herauszugreifen, so nimmt bei einigen daraufhin untersuchten Planarien die Fähigkeit zur Kopfbildung von vorn nach hinten hin ab, während die Schwanzbildung umgekehrt von hinten nach vorn an Intensität nachläßt. Dazu treten allerdings noch andere Faktoren hinzu, wie die Größe der Stücke, wenn es sich um isolierte Teilstücke handelt. Die Isolation selbst spielt dabei eine Rolle, indem sie die Teile bis zu einem gewissen Grade unabhängig von anderen macht und dadurch eine abweichende Betätigung ihrer Bildungsfähigkeit mit sich bringt. Im Zusammenhang mit alledem steht die von Child besonders eingehend geprüfte Reaktion auf Reizwirkungen, die sich von vorn nach hinten in absteigender Linie bewegen kann, aber bei Teilstücken ebenfalls von deren Umfang abhängig ist. Es ergaben sich dabei so verschiedenerlei Beziehungen z. B. hinsichtlich der Bedeutung des Kopfes für die Bildungsvorgänge, des Überwiegens vorderer gegenüber dahinter gelegenen Teilstücken, bezüglich der Neubildung gewisser Organe usw., daß diese Dinge eine besondere Behandlung erfordern, die

ihnen ohnehin im Hinblick auf die Reizwirkungen zu widmen ist (Kap. 23 S. 630ff.). —

Für die Nemertinen *(Lineus ruber)* stellten Nusbaum und Oxner fest, daß die Regenerationsintensität nicht einem von vorn nach hinten abnehmenden Differenzierungsgefälle entspricht, sondern daß sie in der Körpermitte am stärksten ist und von da sowohl nach hinten wie nach vorn abnimmt. Die Regenerationsgeschwindigkeit ist am größten bei den mittleren Teilstücken und umso geringer, je weiter nach vorn und hinten diese gelegen sind, wobei wohl die ungefähre Übereinstimmung in der Größe der Teilstücke angenommen wird (Fig. 345 *A* und *B*). Wenn *a* das Kopfstück und *b* das den Vorderdarm enthaltende Teilstück bezeichnet, würde sich also die folgende Formel und die in der schematischen Fig. 345 gewählte Darstellung ergeben.

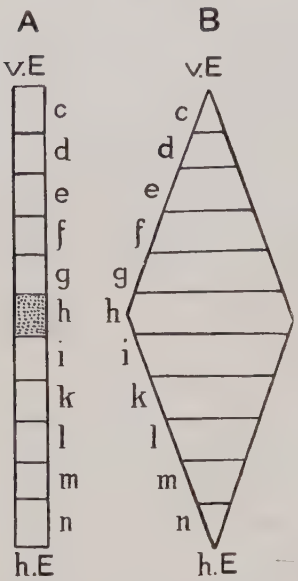


Fig. 345. Schema zur Erläuterung des Regenerationsrhythmus von *Lineus ruber; A* die Teilstücke angedeutet, das mittlere *h* punktiert, Kopfstück *a* und Vorderdarmstück *b* weggelassen, *B* Darstellung der von der Mitte *h* nach vorn *c* und hinten *n* abnehmenden Regenerationskraft, *vE* Vorderende, *hE* Hinterende (nach Nusbaum und Oxner)

$$(b) < c < d < e < f < g < h > \\ > i > k > l > m > n.$$

Übrigens wird man sich darüber im Klaren sein müssen, daß man sich ziemlich im Anfang derartiger Feststellungen befindet und allgemein geltende Regeln daraus einstweilen nur in recht beschränktem Umfang ableitbar sind, wie sich dies auch aus der nachfolgenden Darstellung ergiebt.

D. Anneliden

So viel wir bis jetzt wissen, zeigen die Ringelwürmer in den einzelnen Regionen ihres Körpers eine recht verschiedene Regenerationsfähigkeit. Ob dies nun darauf zurückzuführen ist, daß die Regenerationsvorgänge bei den Anneliden viel studiert wurden und man gerade auf das Verhalten der einzelnen Körperregionen achtete, mehr als dies bei anderen Tieren geschah oder ob bei den Anneliden tatsächlich besondere Verhältnisse vorliegen, jedenfalls läßt der schon früher gegebene Überblick (Kap. 5 S. 167ff.) erkennen, daß die darauf

hin untersuchten Anneliden in der Tat eine ziemlich abweichende Regenerationsfähigkeit der vorderen, mittleren und hinteren Körperregionen aufweisen.

Bei einigen Polychaeten erfolgt die Neubildung des Kopfes ziemlich leicht, bei anderen hingegen ist sie mit großen Schwierigkeiten verbunden oder geschieht überhaupt nicht mehr. Ähnliches gilt für die darauf folgenden, bei manchen Polychaeten als eine Art Thorax ausgebildeten, also besonders differenzierten Körperringe. Bei den Oligochaeten kann zwar ein vollständiger neuer Kopf entstehen, wenn einige vordere Segmente verloren gingen, doch darf deren Zahl nicht zu groß sein und schon beim Verlust von 9 Segmenten geht die Fähigkeit zur Kopfbildung zurück, um beim 15. Segment ganz aufzuhören. Das scheint im allgemeinen für die terrikolen Oligochaeten zu gelten, doch ist es keine durchgehende Regel, denn *Criodrilus* kann 17—30 Vorderringe verlieren und bis zu 25 Segmenten, d. h. sogar die Genitalregion neubilden, wie wir ebenfalls schon früher hörten (Kap. 6 S. 200). Auch bei den im Ganzen bildungsfähigeren limikolen Oligochaeten läßt die Fähigkeit zum Ersatz der vorderen Körperregionen nach, je größer der Verlust war und je segmentärmer das regenerierende Teilstück wird, obwohl bei besonders regenerationskräftigen Arten, wie bei *Lumbriculus*, die Fähigkeit zur Kopfbildung noch recht weit reicht. Bei anderen, ziemlich nahestehenden Arten, z. B. bei *Tubifex*, ist dies längst nicht mehr in diesem Maße der Fall. Im allgemeinen nimmt die Fähigkeit zur Kopfbildung ziemlich stetig nach hinten hin ab, um früher oder später gänzlich zu versagen, so daß die nur aus einer geringen Segmentzahl bestehenden Endstücke keinen neuen Kopf zu bilden vermögen. In dieser Beziehung besteht also ebenfalls eine Regelmäßigkeit und ein „Gefälle“ in dem früher besprochenen Sinn, allerdings nicht in einer gleichmäßigen Stetigkeit, sondern von Tiefen- und Höhenständen unterbrochen, etwa so, wie die Kurve der Fig. 346 *A* es von einem besonderen Fall zeigt. Ganz vorn ist die Kopfbildung bei den Lumbriciden leicht möglich, während sie in der Genital- und Gürtelregion versagt, aber weiter nach hinten zu wieder Neubildungen auftreten können, wobei hier unerörtert bleiben soll, welcher Art diese sind.

Nach hinten zu erscheint der Körper bildungsfähiger, d. h. die Regenerationskraft ist größer an den nach hinten gerichteten Wundflächen; es wird hier verhältnismäßig leichter eine größere Zahl von

Körperringen neu gebildet. Zwar pflegt bei so ungemein segmentreichen Anneliden wie den Oligochaeten und besonders den Lumbriciden die vordere Körperregion zur Lieferung neuer Segmente kaum oder überhaupt nicht befähigt zu sein. Kopfstücke können die Wunde zur Verheilung bringen und eine recht lange Zeit leben, bestenfalls sogar einen Regenerationskegel und aus diesem ein aus einer Anzahl Segmenten bestehendes Regenerat entstehen lassen (Fig. 188 S. 332), aber auf dessen Auswachsen zu einem wirklichen, segmentreicheren Hinterende wartet man vergeblich, während hinter der Genital- bzw. Clitellarregion das Regenerationsvermögen alsbald einsetzt und ein in jeder Beziehung gut entwickeltes ist. Wie die andere Kurve (Fig. 346 *B*) zeigt, reicht dieses bis ganz an das Hinterende, wo auch wenige verlorene Segmente wieder ersetzt werden. Das Differenzierungsgefälle ist also hier, abgesehen von der vorderen Körperregion, ein ziemlich stetiges.

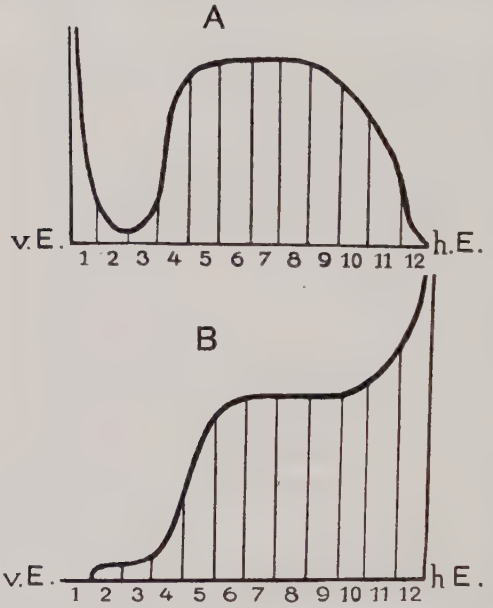


Fig. 346. Zwei Kurven zur Erläuterung des Regenerationsvermögens von *Lumbricus; A* an der vorderen Wundfläche (Kopfbildung), *B* an der hinteren Wundfläche (Schwanzbildung); die Horizontale soll den in zwölf Teile zerlegten Wurmkörper darstellen, *vE* Vorder-, *hE* Hinterende (nach Th. Brandt, Dissertation Marburg 1908)

Natürlich liegt es nahe, auch bei den Anneliden das größere oder geringere Regenerationsvermögen der einzelnen Körperregionen mit ihrer Entstehung bei der Embryonalentwicklung in Beziehung zu bringen. Da die Urmesodermzellen, die den Hauptbildungsherd neuen Zellenmaterials darstellen am Hinterende des Embryos liegen und die Differenzierung der von ihnen ausgehenden Mesodermstreifen bzw. der ganzen Keimstreifen wie bei den Gliedertieren von vornher beginnt, so sind die vorderen Partien die ontogenetisch älteren, die hinteren jedoch die jüngeren, womit die nach hinten zunehmende Bildungs-

fähigkeit übereinstimmt (Fig. 346 *B*). Ähnliche Erwägungen mußten wir schon vorher (S. 566) für die Coelenteraten anstellen, bei denen ebenfalls die ontogenetisch jüngeren Teile die bildungsfähigeren zu sein schienen. Andererseits muß man mit derartigen Schlüssen doch sehr vorsichtig sein. Driesch stellte für den sedentären Anneliden *Amphiglaena mediterranea* fest, daß er gerade in vorderen Querschnitten rascher regenerierte, d. h. in gleicher Zeit mehr bildete als in den hinteren, gleichgiltig ob es sich um Neubildung nach vorn oder hinten handelte. Nach den von Morgulis mit Regenerationsversuchen an dem polychaeten Anneliden *Podarke obscura* gemachten Erfahrungen ist zwar auch die Regenerationsfähigkeit in den einzelnen Körperregionen dieses polychaeten Anneliden eine verschiedene und ein Differenzierungsgefälle ist ebenfalls vorhanden, aber das Regenerationsvermögen nimmt von vorn nach hinten hin stetig ab. Desgleichen stimmt die in der vordersten Körperpartie der Anneliden in vortrefflicher Weise erfolgende Kopfregeneration mit jener Annahme nicht recht überein. Wie schon früher bemerkt wurde, kommen noch andere, diese Bildungsvorgänge beeinflussende Faktoren hinzu. Durch Transplantationsversuche an Lumbriciden, welche L. v. Ubisch mit Komponenten verschiedenen Alters ausführte, auf die jedoch erst später eingegangen werden kann, wurde diese Auffassung ebenfalls bestätigt.

E. Arthropoden

Bei den Gliedertieren, gleichviel ob bei niederen oder höherstehenden, sind große Verschiedenheiten hinsichtlich der Regenerationsfähigkeit der Extremitäten in den verschiedenen Körperregionen festzustellen, jedoch lassen sie sich einstweilen nicht mit dem durch die Entwicklung bedingten, von vorn nach hinten abnehmenden Differenzierungsgefälle in Verbindung bringen. Wenn auch manches darauf hindeutet, müßte es doch erst durch eigens darauf gerichtete Versuche erwiesen werden. Jedenfalls kommen für die sehr verschiedenartig differenzierten Extremitäten der einzelnen Körperregionen der Arthropoden zu viel andere in ihrer Ausbildung und Funktion liegende Ursachen mit in Betracht. Ähnliches gilt für das Fortschreiten der Differenzierung an den regenerierenden Extremitäten selbst, d. h. nach dem Verlauf in distal-proximaler oder umgekehrter Richtung, wovon schon mehrfach die Rede war (Kap. 5, 11 und 16 S. 152, 328 und 476).

F. Fische und Amphibien

Die Ergebnisse der älteren, schon von Spallanzani am Schwanz der Amphibien und ihrer Larven angestellten Versuche fanden Bestätigung durch die neueren Autoren (Morgan, Ellis, Ubisch u. a.). Die Regenerationskraft erweist sich stärker in der Nähe der Basis und schwächer gegen die Schwanzspitze hin. Wird der Schwanz mehr nach der Spitze zu abgeschnitten, so wird er langsamer regeneriert, als wenn dies gegen die Schwanzwurzel hin geschah. Am Fischschwanz verfuhr Morgan so, daß er die Schwanzflosse durch einen distaleren Schnitt ganz und durch einen mehr proximal gelegten, nicht völlig durchgehenden Schnitt nur zum Teil entfernte (Fig. 347). An der distalen Schnittfläche zeigte sich ein geringerer Ersatz als an der proximalen, was allerdings in den späteren Stadien infolge der günstigeren Lage des distalen Teiles zu einem gewissen Ausgleich führte (Fig. 347 *B*). Letzteres sollte dann eigentlich auch bei der früher besprochenen schrägen Schnittführung (Kap. 11 S. 331) der Fall sein; wenn es nicht geschieht, sondern die bekannte Schrägstellung des Regenerats zustande kommt (Fig. 187—190 S. 331 ff.), so sind bei dieser einheitlichen Wundfläche andere, schon früher besprochene Ursachen maßgebend.

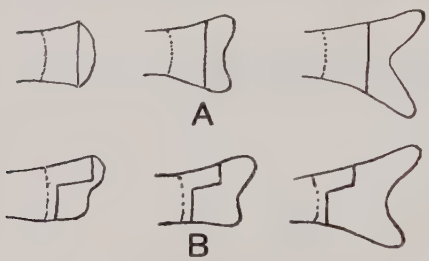


Fig. 347. Regeneration der Schwanzflosse bei *Fundulus*; *A* nach Abtrennen durch einen Schnitt, *B* nach Abtrennen durch einen distalen und einen mehr proximal geführten Schnitt (nach T. H. Morgan)

Überhaupt sind die Ergebnisse derartiger Versuche aus verschiedenen Gesichtspunkten zu beurteilen, unter denen die Korrelation der Teile und die Beeinflussung der neuzubildenden Partien durch die vorhandenen eine bedeutsame Rolle spielt. Neuerdings hat L. v. Ubisch (1923) durch Regenerations- und Transplantationsversuche die Bildungsfähigkeit der Regionen des Amphibienkörpers eingehend geprüft und zwar im Hinblick auf die ontogenetische Entstehung. Nach ihm ist aus der Ontogenie die Ausbildung eines von vorn nach hinten absteigenden Differenzierungsgefälles zu entnehmen. Dementsprechend wurden die an dem dorsalen Flossensaum der Salamanderlarven angebrachten Einschnitte in der Nähe des Kopfes weniger gut als gegen den Schwanz hin regeneriert. Überhaupt ist die Intensität der Regenerationsvorgänge am Schwanz

größer als an den Beinen und an den hinteren Extremitäten wieder größer als an den vorderen. Wie in den vorderen Partien des Flossensaumes die Regenerationsfähigkeit früher erlischt als an den hinteren Teilen, so geht sie entsprechend dem Differenzierungsgefälle an den Vordergliedmaßen früher zurück und hört eher auf als an den Hinterbeinen. Das Vorhandensein einer derartigen Gesetzmäßigkeit unterliegt keinem Zweifel, doch wäre es sehr erwünscht, daß die in den Angaben der Autoren bestehenden Unstimmigkeiten durch erneute Prüfung, dieser zumal wegen der Beziehung zur Ontogenie wichtigen Erscheinungen eine weitere Klärung fänden.

4. Verbesserung und Wiederholung der Regeneration

Am ausgewachsenen Tierkörper entstandene und zu Ende geführte Regenerate werden kaum in der Lage sein, sich noch erheblich zu verändern. Wichen sie in dem früher besprochenen Sinn irgendwie von der Norm ab, zeigten sie etwa eine mangelhafte Ausbildung, so wird diese keine wesentliche Verbesserung erfahren. Eher ist diese durchführbar, wenn das atypische Regenerat an einem jungen, noch bis zu einem gewissen Grade entwicklungsfähigen Tier entstand. Die an ihm stattfindenden Wachstumsvorgänge können Verlagerungen und Umbildungen am Regenerat zur Folge haben, welche es der typischen Ausgestaltung näher bringen. Noch mehr gilt dies für Larven, die eine Metamorphose vor sich und in ihr eine Reihe mehr oder weniger tief greifender Entwickluugsvorgänge durchzumachen haben, von denen auch die Regenerate betroffen werden.

A. Arthropoden

Eine Beeinflussung der Regenerate durch die fortschreitende Entwicklung liegt besonders nahe bei den Larven der Arthropoden mit ihren mehrfachen Häutungen. Da aber auch die ausgewachsenen Tiere, besonders die Krebse solche durchmachen, können auch noch bei ihnen die Verhältnisse entsprechend liegen. Die unvollständigen Regenerate befinden sich unter dem Schutz der Chitindecke, um mit deren Abwerfen die Selbständigkeit und weitere Ausbildung zu gewinnen.

Das zuletzt geschilderte Verhalten kann als unter den Begriff der Entwicklung fallend angesehen werden, indem im Verlauf der Regeneration und parallel mit der fortschreitenden Ausbildung des ganzen Tieres spätere Stadien auf frühere folgen, aber auch wenn es bereits zu einer Ausgestaltung des betr. Körperteils gekommen

war, kann sich in Verbindung mit der Häutung seine Vervollständigung ergeben. Als Beispiel dafür sei die von Godelmann an einer Stabheuschrecke gemachte Beobachtung angeführt, wonach ein bei der ersten Häutung verlorenes Bein mit einem viergliedrigen Fuß regeneriert wurde, dessen Umwandlung in einen fünfgliedrigen Fuß bei der nächsten Häutung erfolgte. Die Schwanzfäden der Eintagsfliegenlarven (Ephemeriden) werden nach Verlust zunächst unvollkommen regeneriert. Anfangs nur kurz, mit unvollständiger Behaarung, erlangen sie ihre endgültige Länge und völlige Ausbildung erst im Verlauf mehrerer Häutungen (Hübner, Oppenheim).

Derartige „Verbesserungen" der Regenerate sind oft bei Wiederholungen der Regeneration d. h. dann beobachtet worden, wenn der regenerierte Körperteil entfernt und durch einen neuen ersetzt wurde. Um zunächst bei den Arthropoden zu bleiben, so sah Rimsky-Korsakow bei wiederholter Regeneration an den Gliedmaßen der Embiden (Corrodentien) gegenüber dem vorherigen Zustand eine Vervollkommnung eintreten.

Wiederholte Regeneration ist auch sonst bei Insekten und anderen Gliedertieren beobachtet worden, z. B. an den Beinen der Stabheuschrecken oder an den Antennen der Wasserasseln, um jenen ein ganz andersartiges Objekt entgegen zu stellen (Godelmann, Wege). Nun braucht aber die Wiederholung der Regeneration durchaus nicht immer eine Verbesserung zu bedeuten; vielmehr kann bei mehrmals wiederholter Entfernung und Neubildung einer Extremität deren Verkleinerung und unvollständige Ausbildung eintreten. So wurde nach Weges Beobachtung das Antennenregenerat von *Asellus* bei erneuter Wiederbildung immer kleiner, so daß seine Amputation schließlich nicht mehr durchführbar war.

B. Anneliden

Eine Verbesserung oder mindestens eine Beschleunigung der Regeneration fand E. Schultz bei *Amphiglaena*, demselben Röhrenwurm, mit dem Driesch seine Versuche angestellt hatte, dann, wenn er die vorderen Körperringe mit den Tentakeln entfernte. Die Operation ließ sich viermal durchführen und ergab eine zunehmende Beschleunigung der Regeneration, die auf „Übung" d. h. auf funktionelle Anpassung im Sinn von Roux zurückgeführt wird.

Welche brauchbaren Ergebnisse sich durch wiederholte Regeneration erzielen lassen, zeigt das Verhalten der nach dieser

Richtung ungemein bildungsfähigen Anneliden. C. Müller konnte bei *Lumbriculus* und *Tubifex* das Schwanzende vierzig- und mehrmal entfernen und immer wieder entstand ein neues Hinterende. Allerdings ließ doch schließlich die Regenerationskraft nach und die Würmer waren durch die vielen mit ihnen vorgenommenen Operationen so angestrengt, daß sie diese nicht mehr aushielten. Die endliche Folge der so oft wiederholten Regeneration ist dann am Ende keine Verbesserung, auch nicht einmal eine normale Ausbildung, sondern eine Verkümmerung des Regenerats.

Übrigens wurde bei *Lumbriculus* auch eine wiederholte Regeneration des Vorderendes erzielt; doch war zu erwarten, daß sie sich nicht so erfolgreich wie diejenige des Hinterendes erwies. Immerhin ließ sich auch die Wiederherstellung des Kopfendes nicht weniger als 21 mal erreichen (C. Müller). Wiederholte Regeneration des Kopfendes hatte Hescheler auch für die Lumbriciden festgestellt, obwohl deren Regenerationsvermögen am Vorderende ein weit beschränkteres ist. Bei der zweiten Regeneration zeigte sich eine Verlangsamung gegenüber der ersten; eine Verschlechterung der Regenerate fand zunächst nicht statt, doch ist diese bei Fortsetzung des Versuches als sicher anzunehmen. Das Verlangsamen des Vorgangs bemerkte *Morgulis* schon bei der zweiten Regeneration des Hinterendes von *Podarke*, wenn auch nachträglich wieder eine Zunahme der „Regenerationsrate“ eintrat.

Bei den an ein und demselben Wurm öfters wiederholten Regenerationsversuchen ergibt es sich leicht, daß die Verletzung im Bereich bereits regenerierter Teile erfolgt, die also zu abermaliger Regeneration veranlaßt werden. Das kommt anscheinend auch als Naturexperiment vor, denn man findet zuweilen Regenwürmer mit einer gewissen Abstufung in der Segmentgröße und Färbung, die sich auf ganze Strecken in der Nähe des Hinterendes ausdehnt und auf eine wiederholte Regeneration nach zeitlich auseinanderliegenden Verletzungen hindeutet, insoweit es sich nicht um ein erneut einsetzendes Wachstum am Hinterende handelt. Solche von Regeneraten nach deren erneuter Verletzung ausgehende Regeneration wurde schon von Hescheler, Driesch, C. Müller u. a. sowohl an Oligochaeten wie Polychaeten beobachtet. Der letztgenannte Autor erzielte an dem (mit dem Körper verbunden bleibenden) Schwanzregenerat von *Lumbriculus* eine weitere fünfmalige Regeneration, so daß am Hinterende sechs Regenerate verschiedenen Alters und verschiedener Färbung aufeinander folgten.

Der Organismus der Anneliden erweist sich für derartige Versuche besonders geeignet. Aus theoretischen Gründen, im Hinblick auf die Einrichtung und Auffassung der Regeneration, versuchte Driesch die durch Regeneration am Annelidenkörper zustande gekommenen Teile zu isolieren und festzustellen, ob sie dann ebenfalls wieder regenerieren. Das geschah bei dem Polychaeten *Amphiglaena*, dessen vom Hauptkörper abgeschnittene, schon weiter differenzierte Regenerate sowohl am Vorder- wie Hinterende Neubildungen entstehen ließen. Weitgehende Versuche mit den vom Körper abgetrennten „regenierenden Regeneraten" stellte C. Müller bei *Lumbriculus* an. Regenerierte, vom Körper abgelöste Hinterenden lieferten ein neues Kopfende und konnten unter dessen Beibehaltung nicht weniger als 22 mal ein neues Schwanzende bilden. Beinahe ebenso oft, nämlich 20 mal erfolgte an solchen Stücken die Regeneration des Kopfes unter Beibehaltung des zuerst neugebildeten Schwanzendes. Ebenso häufig (20 mal) lieferten abgetrennte Regenerate von *Lumbriculus* bei gleichzeitiger Entfernung des neu regenerierten Kopf- und Schwanzendes beide von neuem. Schließlich wurde aus dem Regenerat eines Regenerats nochmals wieder ein ziemlich vollständiger, wenn auch kleinerer Wurm hergestellt. Wenn es sich an einem geeigneten Objekt praktisch möglich erweist, lassen sich diese Versuche noch weiter fortsetzen und vom theoretischen Standpunkt ist gegen die Herstellung vollkommener Tiere aus regenerierten Teilen kaum etwas einzuwenden.

Die aus „regenerierenden Regeneraten" entstandenen Würmer vermögen auch den Geschlechtsapparat neu zu bilden. Janda (1926), der sich mit dieser Frage besonders beschäftigte, wie wir aus früheren Erörterungen wissen (Kap. 6 S. 200), trennte bei *Criodrilus lacuum* das vordere Körperende, 20—35 Segmente, ab und ließ beide Teilstücke regenerieren, um sie dann an der Übergangsstelle zwischen alten und neuen Teilen abermals zu durchschneiden. Die abgetrennten Regenerate ergänzten sich zu vollständigen Würmern mit Genitalapparat. Die Versuche ließen sich mit entsprechendem Erfolg wiederholen, so erzielte Janda aus Schwanzregeneraten, die bis zum vierten Mal aus ein- und demselben Kopfstück hervorwuchsen, bis sechsmal neue Vordersegmente, die den Geschlechtsapparat in sich erzeugten.

C. Planarien und Coelenteraten.

Inwiefern bei wiederholter Regeneration eine Verbesserung oder aber eine Verschlechterung, eine Beschleunigung oder Ver-

zögerung eintritt, läßt sich allgemein kaum sagen, denn die darüber vorliegenden Angaben bestätigen das eine wie das andere. Es muß sich wohl bei verschiedenen Tieren abweichend verhalten; vielleicht kommen auch besondere Ursachen hinzu, die eine Beeinflussung nach der einen oder anderen Richtung mit sich bringen. Bei der Ausbildung des Vorderendes einer zum zweitenmal geköpften Planarie traten z. B. die Augen weit später auf, d. h. sie brauchten bis zu ihrem Erscheinen acht Tage, während sie bei der ersten Kopfregeneration schon am fünften Tage sichtbar wurden (P. Lang). Gewiß ist auf solche Einzelbeobachtungen nicht viel zu geben, aber immerhin zeigen sie, daß von einer Beschleunigung der Regeneration nicht die Rede sein kann, sondern eher von dem Gegenteil.

Nach den bekannten Beobachtungen von Driesch an regenerierenden Stammteilen von *Tubularia*, erfolgte die zweite Kopfbildung am Basalende (nach Entfernung des vorher entstandenen heteromorphen Köpfchens) rascher als es bei der ersten der Fall war. Ebenso wurden nach Driesch bei *Antennularia* die Regenerate am basalen Stammende insofern immer „besser", als sich zuerst nur Stolonen, vom zweitenmal an jedoch auch Sprosse bildeten, die mit jedem Mal kräftiger auswuchsen. Bei der Scyphomeduse *Cassiopea* erfolgte die Wiederherstellung des verletzten Schirmrandes rascher bei der zweiten als bei der ersten Regeneration (Zeleny 1909). Stammstücke von *Tubularia*, die immer wieder der Hydranthen beraubt wurden, sah Driesch fünfmal von neuem regenerieren, was nach R. Beutler (1926) durch die im Hydrocaulus stattfindende Aufspeicherung von Reservestoffen möglich ist.

Fortgesetzte Regeneration wurde zur Prüfung einer besonderen Frage vorgenommen, nämlich zum Ausschalten der Fortpflanzung und zum Erzielen möglichst langen Weiterlebens im „vegetativen Zustand." Durch Abtrennen kleiner Stücke am Kopf- oder Schwanzende konnte M. Hartmann bei dem rhabdocölen Turbellar *Stenostomum unicolor* 52 mal nacheinander Regeneration hervorrufen und W. Goetsch erzwang diese fortgesetzte Lieferung neuer Teile durch wiederholtes Abtrennen der Fußscheibe bei Süßwasserpolypen. J. Gross (1925) sah die Reparation des Fußendes 34 mal, diejenige des Kopfendes der Hydren 20 mal sich wiederholen. Auf die sich aus dieser „Verkleinerung des biologischen Systems" ergebenden Konsequenzen, besonders auf die damit verbundenen Verjüngungserscheinungen kann an dieser Stelle nicht eingegangen werden (man vgl. hierzu die Schriften

von Hartmann und Goetsch, sowie E. Korschelt, Lebensdauer, Altern und Tod, Jena 1924).

D. Tunicaten und Vertebraten.

Bei seinen erfolgreichen Untersuchungen an *Clavelina* stellte Driesch auch mehrfach Versuche über die Wiederholung der Regeneration und regenerierende Regenerate an (man vgl. Kap. 10 und 13 S. 308 und 368 und Fig. 105 S. 140). Danach erfolgt bei den Ascidien nach Abtrennen der z. B. am Kiemenkorb oder Eingeweidesack neugebildeten Teile eine abermalige Regeneration und zwar mehrmals nacheinander. Überdies vermag der regenerierte Körperteil, wenn er seinerseits abgetrennt wird, die ihm fehlenden Partien zu ergänzen, so wie wir es vorher von den regenerierenden Regeneraten der Anneliden kennen lernten. Wie bei ihnen entstehen also durch diesen Vorgang Individuen, die „dem ersten Ausgangsindividuen gegenüber etwas ganz neues sind", welches Verhalten von Driesch in theoretischer Hinsicht weiter verwertet wird.

Das älteste und bekannteste Beispiel wiederholter Regeneration ist das schon von Spallanzani mitgeteilte einer nicht weniger als sechsmaligen Neubildung der immer wieder entfernten Beine und des Schwanzes bei Molchen. Schaxel (1921) hat die Versuche am Axolotl wiederholt und gelangte zu dem Ergebnis, daß die späteren Neubildungen mit den früheren sowohl in der dafür nötigen Zeit, wie auch in der Qualität und Quantität im ganzen übereinstimmen. Eine wiederholte, bis zu dreimal gesteigerte Regeneration war auch bei den Froschlarven durchführbar (A. Bauer).

Regenerierte Eidechsenschwänze können im Bereich des neuentstandenen Abschnittes abgetrennt und in derselben Weise wie vorher ersetzt werden (Slotopolsky 1921). Das kommt vermutlich auch im Freien vor, denn man findet in der Natur Eidechsen mit mehrfach abgestuften, wahrscheinlich wiederholt regeneriertem Schwanz.

Um den Grad der Regenerationsfähigkeit der Oberhaut festzustellen, schabte Ribbert (1904) an der Innenfläche des Kaninchenohrs in Zwischenräumen von drei bis vier Tagen die Epidermis im Umfang von $^1/_2$—1 cm mit dem Messer so ab, daß die blutende Lederhaut freigelegt wurde. Der Versuch konnte hundertmal wiederholt werden und stets erfolgte der Oberhautersatz ohne Schwierigkeit, wie auch von ihr aus nach innen Epithelzapfen entstehen, die sich zu Talgdrüsen umbilden. Im ganzen vollzieht sich der Vor-

gang bei den aufeinander folgenden Regenerationen in ziemlich übereinstimmender Weise, wie dies ebenfalls für die von Schaxel (1921) am Axolotl ausgeführten Versuche mit Entnahme von Hautstücken zutrifft, d. h. die Bildungsvorgänge blieben ungefähr dieselben, abgesehen von der Beeinflussung durch den Umfang der Wunde, das zunehmende Alter und die dadurch bedingte Hautdicke.

5. Die Regenerationsfähigkeit kleinster Teilstücke

Der Umfang „kleinster Teilstücke" kann ein recht verschiedener sein; der Begriff ist ein sehr relativer. Ein Pflanzensteckling kann uns groß erscheinen und doch ist er gegenüber dem gewaltigen Umfang des Baumes, von dem er herstammt, nur von ganz verschwindender Größe. Bei Tieren kann der Unterschied zwischen dem Umfang des Teilstückes und des ganzen Körpers schon deshalb nicht so groß sein, weil die in Frage kommenden Tiere überhaupt keine sehr bedeutende Größe erreichen. Sehr klein erscheinen uns die Teilstücke, weil sie unter Umständen nur Bruchteile eines Millimeters betragen und den $^1/_{100}$, wohl auch den $^1/_{200}$ Teil des Volumens, nach anderen Angaben (bei Planarien nach S. J. Holmes 1911) schließlich noch weit weniger ausmachen. Naturgemäß sind es nicht viele Tiere, deren Organisation eine so weitgehende Zerstückelung zuläßt; es kann sich nur um Vertreter der Coelenteraten, Plattwürmer und höchstens noch der Anneliden handeln, obwohl bei den letzteren bereits Schwierigkeiten eintreten und die Zerlegung nicht mehr so weit geht.

A. Coelenteraten.

Die Abschnürung kleiner Teilstücke vom Körper und ihre Ergänzung bzw. Wiederausbildung zu ganzen, vollständigen Tieren wird als natürlicher Vorgang bei einigen Coelenteraten beobachtet. Bei dem eigenartigen Lazerationsakt der Seerosen (Actinien) sahen wir an deren Basis einen Fortsatz auftreten und von ihm ein unscheinbares Stück sich abtrennen (Fig. 194 S. 343), das später wieder zu einer vollkommenen Actinie auswächst. Im Endergebnis ähnlich, aber entsprechend der abweichenden Organisation andersartig verlaufend, ist die sog. Frustulation oder Fragmentation der Hydroidpolypen. Sie besteht darin, daß am Stock stolonenartige Ausläufer auftreten, innerhalb deren Peridermhülle ein Stück des Weichkörpers sich von dem übrigen abschnürt (Fig. 194), um als „Frustel" eine gewisse Selbständigkeit zu gewinnen, später durch eine Öffnung

des Periderms herauszuschlüpfen, sich festzusetzen und der Planulalarve ähnlich zu einem jungen Polypen zu werden, der sich alsbald durch Knospung vergrößert und zu einem kleinen Polypenstückchen wird.[1])

Der natürlichen steht die künstliche Zerstückelung gegenüber. Recht kleine aus dem Körper der Actinien herausgeschnittene Stücke vermögen das ganze Tier wieder zu liefern und auch bei den Hydroidpolypen sind die Stammstücke, die man noch dazu veranlassen kann, von recht geringem Umfang. Von den stark verzweigten, sehr umfangreichen Polypenstücken, wie etwa *Pennaria*, vermögen Stammstücke von 3 mm, auch solche von 2 mm Länge noch Hydranthen zu bilden, aber mit nur 1 mm Länge besteht diese Möglichkeit nicht mehr (Gast und Godlewski).

Von kurzen Stammstücken der *Tubularia* zeigten bereits Driesch und Morgan, daß sie sowohl Stammteile wie neue Köpfchen oder doch Teile von diesen bilden können. Welche Teile zur Ausbildung kommen, ist vorher schwer zu sagen; es herrschen da große Verschiedenheiten, die nicht nur durch die Lage des betr. Teilstückes im Stamm, sondern auch durch andere Faktoren bedingt sind, die zum Teil in der Organisation des Tieres liegen, aber auch noch anderer Natur sind und im einzelnen Fall einer genaueren Prüfung bedürfen. Solche kleine Stücke stehen vor der Möglichkeit, entweder einen ganzen Hydranthen von geringerem Umfang oder aber einen unvollständigen Hydranthen zu liefern, an dem einzelne Partien gut entwickelt sind. Dafür besteht eine niedere Grenze, die allerdings zu schwanken scheint. Bei Stämmen der *Tubularia* von etwa $^1/_3$ mm Durchmesser regenerierten nach Morgan Stücke von $^1/_4$ mm Länge oft nicht mehr und solche von $^1/_5$ mm noch weniger, dennoch sah er sogar ein Stück von $^1/_7$ mm Länge einen Hydranthen hervorbringen.

Es ist eine bekannte, von den genannten und anderen Autoren (Child) beschriebene Erscheinung, daß ziemlich dicht unter dem proximalen Tentakelkranz abgeschnittene, also immerhin ziemlich kleine Kopfstücke der *Tubularia* am aboralen Ende einen neuen Mundkegel und neue Tentakelkränze bilden, also eine ausgesprochene polare Heteromorphose zeigen (Fig. 348 *A*). Die Neubildung des proximalen Tentakelkranzes kann unterbleiben, dagegen tritt der

1) Näheres über diese Vorgänge bei Korschelt und Heider: Ungeschlechtliche Fortpflanzung. Lehrbuch der Entwicklungsgesch. Allg. Teil. IV. 1910.

Kranz der Geschlechtsknospen auf (Fig. 348 *B*) und letzteres geschieht auch dann, wenn die Abtrennung vor dem proximalen Tentakelkranz erfolgte (Fig. 348 *C*). War das abgetrennte Stück noch kürzer, so unterbleibt sie; nur der distale Tentakelkranz wird noch gebildet und die beiden Mundtentakelkränze liegen nun an dem kleinen regenerierten Teilstück nahe aneinander (Fig. 348 *D*).

Das weitgehende Regenerationsvermögen der Süßwasserpolypen ist schon seit langer Zeit bekannt und wir wissen, daß unscheinbare Stückchen des Hypostoms, die einem vom Körper abgelösten Tentakel anhängen, den ganzen Polypen wieder herstellen können (Fig. 199 S. 350). Etwa 0,2 mm messende Stückchen einer ungefähr 10 mm langen *Hydra* sind dazu ebenfalls in der Lage und man hat festgestellt, daß solche kleinste aus dem Polypenkörper herausgeschnittene Stücke nur etwa $^1/_{200}$ seines Volumens ausmachen. Von *Clava squamata* gibt B. Föyn (1924) an, daß sehr kleine Stückchen, die von der Winterstolomasse abgetrennt wurden, Polyp und Stolo zu liefern vermögen. Auf das noch viel weitergehende Wiederherstellungsvermögen dieses und anderer Hydroidpolypen wird noch zurückzukommen sein (Kap. 21 S. 589ff.).

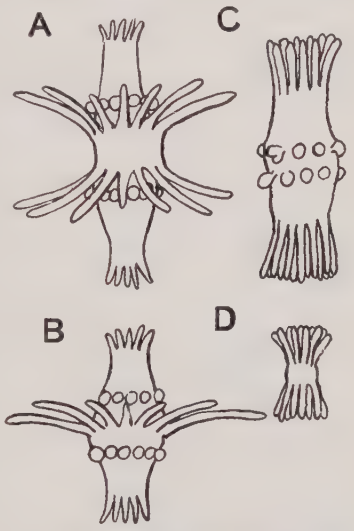


Fig. 348. Heteromorphe Kopfbildung bei *Tubularia* nach Abtrennen hinter dem proximalen Tentakelkranz (*A*, *B*) oder vor diesem (*C*, *D*); zwischen den Tentakelkränzen die Geschlechtsknospen, die in *D* fehlen (nach Morgan und Child)

B. Planarien und Nemertinen.

Das Regenerationsvermögen kleiner Teilstücke des Planarienkörpers ist kaum geringer als das soeben besprochene der Hydroidpolypen. Von der besonders regenerationsfähigen (schmalen) Rasse des *Lineus ruber* geben Nusbaum und Oxner (1913 S. 183) an, daß diese Nemertine in eine sehr große Anzahl winzig kleiner, etwa $^1/_2$ mm messende Stückchen quer durchschnitten und daß jedes dieser Stückchen nochmals der Länge nach in zwei Hälften gespalten werden kann, worauf jedes der Teilstücke sich zu einem vollständigen Wurm zu ergänzen vermag.

Von der großen Regenerationsfähigkeit der Planarien und ihrem außerordentlichen Umbildungsvermögen bei Substanzverlusten infolge von Verletzungen oder anderen Eingriffen war im Vorstehenden schon so oft die Rede, daß ein weitgehendes Wiederherstellungsvermögen sehr kleiner Teilstücke als ein nicht unerwarteter Vorgang erscheint. Er betrifft Stücke aus verschiedenen Körpergegenden, wenn diese auch nicht in gleicher Weise ersatzfähig sind, wie bereits in einem anderen Abschnitt dieses Kapitels darzulegen war und auch schon früher angegeben wurde (Kap. 5 und 12 S. 176 und 351).

Morgan zeigte, daß kleine am Kopf oder seitlich am Körper herausgeschnittene Stückchen die verlorenen Teile in mehr oder weniger vollkommenen Weise zu ersetzen vermögen und seine Ergebnisse wurden durch die Nachfolger bestätigt (Lillie, Child, Holmes, Olmsted u. a.). Besonders klar treten diese Erscheinungen wegen der deutlichen Ausprägung der Augen an der Kopfregion hervor. Dreieckige Stücke mit einem Auge oder quer herausgeschnittene und nachträglich noch zerteilte, ebenfalls mit einem Auge versehene Stücke (Fig. 349 *A* und *B*) sind in der Lage, das Verlorene zu ersetzen. Durch Neubildung von Material in Verbindung mit den früher besprochenen Regulationsprozessen (Kap. 12 S. 351 ff.) ergänzen sie sich zu einer kleinen Planarie (Fig. 349 *A* — *D*) oder sind doch imstande, einen beträchtlichen Teil des Körpers neu zu bilden. Daß nicht alle Teile dazu befähigt sind, ergiebt sich gerade auch aus der Wiederherstellung der Kopfstücke, indem das vor den Augen gelegene dreieckige Stück keine endgültige Um- und Neubildung durchzumachen vermag, obwohl es größer sein kann als die dahinterliegenden dazu befähigten Teilstücke (Fig. 349 *E*).

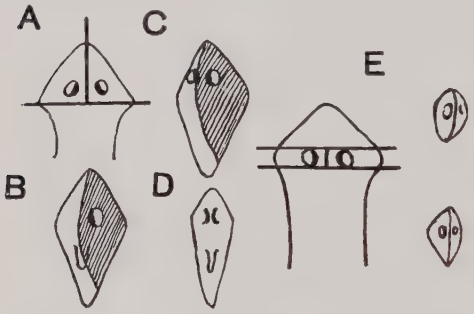


Fig. 349. *Planaria maculata;* Regeneration von Kopfstücken *A*—*D* durch einen quer- und einen längsgerichteten Schnitt, (*A*) abgetrenntes dreieckiges Stück in Um- und Neubildung. *E* durch zwei Querschnitte gewonnenes und nachher gespaltenes, sich ergänzendes Stück (nach T. H. Morgan)

Ganz kleine, wirklich nur als Splitter des Körpers zu bezeichnende Stückchen wurden seitlich oder hinten abgeschnitten und

verhielten sich ähnlich erfolgreich wie die vorher beschriebenen. Daß nicht jedes Stück sich zu ergänzen vermag und viele der kleinen Teilstücke bei den Versuchen zugrunde gehen, braucht nicht besonders erwähnt zu werden. Auch besteht eine gewisse untere Grenze, bis unter welche die Ersatzmöglichkeit sich nicht erstreckt. Je kleiner die Teilstücke sind, desto langsamer erfolgt ihre Wiederherstellung und desto unvollkommener wird sie, um schließlich ganz zu erlöschen. Nach Lillie lassen sich durch Regeneration kleinster Teilstücke kleine Planarien von nur $^1/_{100}$ des ursprünglichen Körpervolumens erzielen, was nach Morgans Versuchen sogar bei $^1/_{280}$ des Volumens noch der Fall ist und Holmes findet, daß sich dies, allerdings durch immer wiederholte Zerstückelung und nachfolgende Ergänzung bis zu $^1/_{1000}$ und $^1/_{1500}$ fortsetzen läßt.

Wodurch es bedingt ist, daß bei den Planarien wie bei anderen Tieren die Regeneration bis zu einer gewissen Minimalgröße erfolgt und dann versagt, läßt sich schwer mit Sicherheit feststellen. Ob es nur die geringe Größe und der damit zusammenhängende Mangel an Bildungsmaterial ist oder die bei so kleinen Stücken zu weitgehende Schädigung durch den Eingriff, die Unfähigkeit, das für die Weiterbildung nötige Verhältnis zwischen den einzelnen Teilen wiederherzustellen oder ob irgendwelche andere Ursachen hinzukommen, läßt sich einstweilen nicht sagen. Auffallend ist jedenfalls, daß solche kleinste Teilstücke, auch wenn sie nicht zur Reparation schreiten, nicht etwa in kürzester Zeit zugrunde gehen, sondern noch recht lange am Leben bleiben können, zuweilen länger, als der Vollzug der Regeneration erfordern würde. An der Lebensunfähigkeit kleinster Teilstücke allein kann es demnach nicht liegen, sondern es müssen andere Ursachen hinzukommen.

C. Anneliden

Bei den Ringelwürmern, die einen langen, segmentreichen Körper haben, erscheinen nur aus wenigen Ringen bestehende, regenerierende Teilstücke gegenüber dem ganzen Wurmkörper schon recht klein. Wenn einem *Criodrilus lacuum*, der mehr als 300 Körperringe zählt, Stücke von 4 bis 7 Segmenten (zwischen dem 16. und 30. Segment) aus dem Körper herausgeschnitten werden und sie das ganze wieder herzustellen vermögen (Fig. 274, Janda 1926), so erscheint dies schon recht bemerkenswert.

Dabei sei erwähnt, daß dieses Verfahren dann mit größerer Sicherheit zum Erfolg führte, wenn die betreffenden, aus 8 bis 14 Segmenten bestehenden Teil-

stücke unmittelbar hinter der Geschlechtsregion herausgeschnitten und nach vollzogener Wundheilung in der Mitte geteilt, also ebenfalls in Stücke von 4 bis 7 Segmenten zerlegt wurden, die sich dann nach Jandas Feststellung zu einem vollständigen Wurm ergänzten.

Kleine Teilstücke können, wie wir schon früher hörten, auf natürlichem Wege bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zustande kommen (Kap. 6 S. 189). Auf diesem Wege kommt es sogar zur Bildung von Teilstücken, die nur aus einem einzigen Segment bestehen und diese kurzen Stücke vermögen einen neuen Wurm zu liefern (Fig. 133 u. 134 S. 189). Ebensoweit kann sich der Vorgang bei der künstlichen Teilung erstrecken. Aber freilich ist der Körper des *Ctenodrilus*, um den es sich dabei handelt, nicht lang und segmentreich; dies trifft vielmehr für den ebenfalls ungemein bildungsfähigen *Lumbriculus* zu, der 150 und mehr Körperringe zählen kann. Von ihm lassen sich Teilstücke herstellen, die aus 3, 2 und sogar nur aus 1 Segment bestehen und befähigt sind, ein neues Vorder- und Hinterende zu liefern (Fig. 125 S. 170). Dasselbe tun die auf experimentellem Wege hergestellten kleinen, d. h. ebenfalls nur aus 2 und 1 Segment bestehenden Teilstücke des *Ctenodrilus* (C. Müller, Morgulis, Korschelt). Kleine zweisegmentige, aus der Teilungszone stammende Stücke brachte Consoli auch bei *Naïs* zur Regeneration des Kopf- und Schwanzendes (Fig. 136 S. 192).

Von dem 40 bis 50 Segmente zählenden polychaeten Anneliden *Podarke obscura* konnte Morgulis einzelne Segmente isolieren und längere Zeit (bis zwei Wochen) am Leben erhalten; selbst Stückchen eines einzelnen Segmentes können einige Zeit lebendig bleiben und neues Gewebe hervorbringen. Im Gegensatz zu den vorerwähnten, weit länger lebenden einsegmentigen Teilstücken des *Ctenodrilus* ist die Fähigkeit zum Erzeugen neuer Körperpartien freilich nicht so groß. Bestenfalls werden an ihnen vier neue Segmente gebildet. Trotzdem regenerieren die isolierten Einzelsegmente von *Podarke* nach Morgulis verhältnismäßig mehr als größere Segmentgruppen; überhaupt findet er (auf Grund der Beobachtungen an *Lumbriculus*), daß mit der Abnahme der Größe der Teilstücke ihr Regenerationstempo zunimmt. Eine gewisse untere Grenze wird freilich auch hierfür anzunehmen sein.

6. Regeneration nach Dissoziation und Reunion

Die Zerstückelung des Körpers kann noch viel weiter fortgeführt werden, als wir es in dem vorhergehenden Abschnitt kennen lernten, ohne daß die verschwindend klein gewordenen Teilstücke dem Untergang geweiht zu sein brauchen. Von vornherein ist zu erwarten, daß es sich dabei nur um niederstehende und verhältnismäßig einfach organisierte Tiere handeln kann, die solche ungemein

weitgehende Eingriffe in ihre Organisation zu ertragen vermögen. Dies trifft für einzelne Vertreter der Spongien und Coelenteraten zu.

Die Schwämme hätten insofern im vorhergehenden Abschnitt angeführt werden können, als manche von ihnen in Form von sog. Brutknospen recht kleine Teilstücke abgeben, die ebenso wie die im Körperinnern zur Sonderung gelangenden Dauerknospen einen neuen Schwamm aus sich hervorgehen lassen. Dies gilt auch für verhältnismäßig kleine Stücke, die aus dem Körper eines Schwammes herausgeschnitten wurden (Kap. 5 S. 186 und Fig. 217 S. 379). Die von H. V. Wilson und K. Müller mit kleinsten Teilstücken von Schwämmen unternommenen Regenerationsversuche gingen jedoch ungleich viel weiter, denn die dabei angewandte Methode war eine äußerst radikale.

Die von dem Schwammkörper abgetrennten kleinen Stückchen wurden zwischen den Fingern zerrieben in ein Schälchen mit Wasser gespült. Wilson verwandte dazu einen marinen Monactinelliden *Microciona prolifera*, während Müllers Versuche an *Spongilla lacustris* ausgeführt wurden. Die fein zerriebenen Teile breiten sich als wolkige Masse am Grund des Wassers aus, um sich dann als dünne Schicht über dem Boden abzusetzen. Hier sieht man in nicht langer Zeit junge Schwämmchen auftreten. Sie gingen möglicherweise aus kleinen, noch zusammenhängenden Stückchen des Schwammkörpers hervor, die sich beim Zerreiben außer völlig zerteiltem Material, wenn auch in stark mitgenommenem Zustand, erhalten hatten. Schon bei diesen noch nicht auf das äußerste getriebenen Versuchen war zu bemerken, daß gänzlich isolierte Zellen von amöboider Beweglichkeit sich zu kleinen, später größer werdenden Zellenaggregaten vereinigen (Fig. 350). Dieses letztere Verhalten festzustellen war die Hauptaufgabe der Versuche.

Nunmehr wurde sorgfältig darauf geachtet, eine möglichst weitgehende Zerkleinerung und feinste Verteilung der Bestandteile herbeizuführen, was sich mittelst Hindurchdrücken der zerriebenen Schwammstückchen durch feinste Gaze oder gar dünne Leinwand erzielen ließ. So war dafür gesorgt, daß zusammenhängende Partien in der durchgehenden Gewebsmasse nicht mehr vorhanden waren, diese vielmehr aus völlig isolierten Teilen bestand, was durch die mikroskopische Untersuchung bestätigt wurde. Die isolierten Zellen lagen in dem Gewebsbrei dicht aneinander und konnten sich leicht zu kleinen und etwas größeren Gruppen vereinigen, wenn nicht solche doch vielleicht noch selbst bei jenem Zerteilungsver-

fahren übrig blieben. Dies wird allerdings nicht angenommen und die Gleichartigkeit der Zellen, welche jene kleinen Gruppen zusammensetzen (Fig. 350), spricht in der Tat dafür, daß undifferenzierte Zellen des Schwammparenchyms (Archaeocyten), möglicher-

Fig. 350; 1 und 2 Süßwasserschwämme (*Ephydatia Mülleri* und *E. fluviatilis*) auf Zweigstücken, 3 Schnitt durch einen oberflächlichen Körperteil einer *Spongilla* mit Oscularröhren, Dermalmembran, Subdermalraum, Nadelzügen (Skelett) Geißelkammern, Kanälen und Parenchym, 4 isolierte Zellen, wahrscheinlich Archaeocyten, 5 daraus entstehendes Zellaggregat

aber wohl kaum wahrscheinlicherweise entdifferenzierte Gewebszellen zu jenen Zellaggregaten vereinigt wurden (Fig. 350).

J. S. Huxley (1921) und P. S. Galtsoff (1925), welche diese Versuche an Kalkschwämmen (*Sycon coronatum*) und an *Microciona* wieder aufnahmen, suchten die Anteilnahme der verschiedenen Zellenarten an der Bildung der Restitutionsmassen und ihre Beteiligung an der in diesen auftretenden Zelldifferen-

zierung eingehender zu verfolgen. Dies ist begreiflicherweise mit großen Schwierigkeiten verbunden und zwar schon deshalb, weil die morphologisch differenzierten Gewebszellen infolge der Dissoziation auch gestaltlich eine Vereinfachung und schon dadurch eine Art Entdifferenzierung erfahren, z. B. geben die Dermalzellen ihre flache Form auf und werden zu rundlichen Zellen ebenso wie die Kragengeißelzellen, die sowohl Kragen wie Geißel verlieren (Huxley). Dadurch wird die Unterscheidung der verschiedenen Zellenarten sehr erschwert. Zwar ist auch von der Vereinigung solcher früher differenziert gewesener Gewebszellen die Rede, aber sie dürften zu keinem endgiltigen Ergebnis, d. h. nicht zur Bildung entwicklungsfähiger Restitutionsmassen führen. Vielmehr gewinnt man auch aus diesen neueren Untersuchungen den Eindruck, daß es in der Hauptsache undifferenzierte Zellen des Schwammkörpers, also Archaeocyten sind, welche die bildungsfähigen Elemente darstellen und wie schon vorher angenommen wurde, in der Hauptsache jene Zellaggregate liefern.

Die Archaeocyten sind es, welche nach Galtsoffs Beobachtung eine große Aktivität zeigen und schon deshalb die meiste Aussicht haben, zur Vereinigung zu gelangen. Wie diese unter verschiedenen Bedingungen vor sich geht, wurde von den genannten Autoren so weit als möglich verfolgt, ebenso wie das Zusammenfügen der vorher getrennten Zellenelemente und die an den Restitutionsmassen erfolgende Differenzierung.

Die durch Dissoziation und Reunion entstandenen Zellenkomplexe lassen sich mit einem Embryo oder einer Schwammlarve vergleichen, zumal sie durch Abrunden eine regelmäßige Gestalt gewinnen. Im Innern erfolgt schon bald eine Neu- und Umbildung von Zellen, wie sich an der Oberfläche eine Schicht platter Zellen herausbildet (Fig. 350). Bei den Spongillen begannen die ersten, etwa 0,7 mm (im Durchmesser) großen Zellenaggregate am vierten Tage auf dem Boden der Glasschale oder auf Blättchen, die man ihnen dargeboten hatte, sich festzusetzen. Sie wachsen dann, die Differenzierung im Innern schreitet weiter fort, die Geißelkammern und Kanäle bilden sich aus, Nadeln und Faserzüge entstehen und auch eine Oscularröhre tritt auf (Fig. 351 *A* und *B*). Bei den Süßwasserschwämmen erfolgt diese Entwicklung etwa bis zum siebenten Tage; dann nimmt das Ganze nicht mehr wie bisher an Breite, sondern an Höhe zu. Das Zellenaggregat hat sich also innerlich und äußerlich zu einem jungen Schwamm umgestaltet,

wie er sonst aus der Flimmerlarve oder einer Gemmula hervorgeht (Fig. 353).

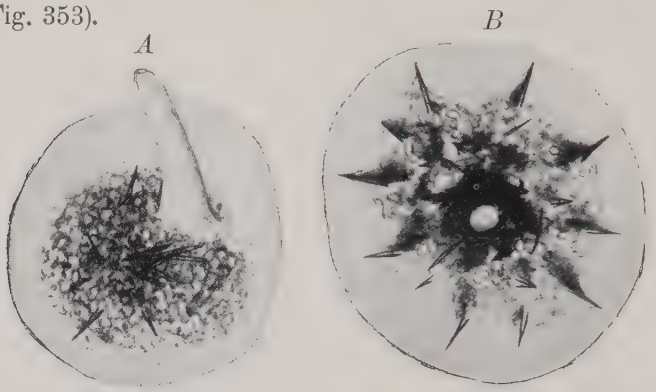


Fig. 351; *A* und *B* durch Dissoziation und Reunion entstandene junge Schwämmchen (*Spongilla lacustris*) vom 7. und 12. Tage (nach K. Müller)

Zu dem gleichen Ergebnis führten die an marinen Kieselschwämmen (*Microciona* von Wilson und Galtsoff) und Kalkschwämmen (von Huxley) angestellten Versuche. Die eingehende mikroskopische Untersuchung zeigt, daß die jungen Schwämme hinsichtlich der Ausbildung ihrer Gewebe und sonstigen inneren Organisation eine völlig normale Beschaffenheit zeigen (Galtsoff). Wenn auch die auf diesem Wege zustande gekommenen jungen Schwämme äußerlich nicht besonders regelmäßig erscheinen (Fig. 352), so besitzen sie doch die einem normalen Schwamm zukommenden Bestandteile (Huxley). Die Wiederherstellung des Schwammes aus den zerstreuten Zellenelementen kann nach alledem keinem Zweifel unterliegen

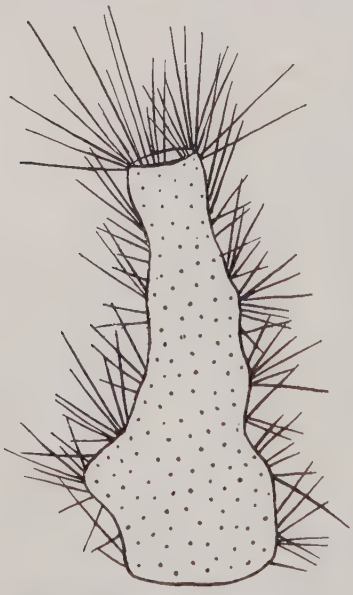


Fig. 352. Olynthus-Stadium von *Sycon coronatum* mit Osculum und Kalknadeln, aus einer Restitutionsmasse entstanden (nach J.S. Huxley)

Bei der hier besprochenen, ungemein großen Bildungsfähigkeit der Zellenelemente des Schwammparenchyms lag es nahe, an die Vereinigung von Zellen zu denken, die durch Dissoziation von Schwämmen verschiedener Arten gewonnen waren

(H. V. Wilson 1907). Solche Versuche wurden von Wilson (1925) mit verschiedenen Spezies mariner Kieselschwämme ausgeführt. Recht geeignet erwiesen sich zwei Arten von *Pachychalina*, weil die eine grün-, die andere rotgefärbt ist und dadurch auch die Unterscheidung der Zellenelemente möglich wird. Es fand aber niemals eine Vereinigung der von den beiden Arten stammenden Zellen, sondern stets nur eine solche der gleichen Art statt, die leicht und gut erfolgte. „Interspezifische Vereinigung" scheint also nicht möglich zu sein und gewiß noch weniger eine solche von Schwamm- und Polypenzellen, über die wir sogleich ähnliches hören werden.

Mit Recht halten wir die Schwämme für die niederststehendsten Metazoen, wenn wir von den sog. Mesozoen absehen. Aus dieser Tatsache läßt sich die so ungemein weitgehende Wiederherstellung des Ganzen aus isolierten Zellen noch am ersten verstehen. Jedoch gelang es Wilson bei seinen fortgesetzten Versuchen, an den zwar ebenfalls recht einfach organisierten, aber weit höherstehenden Coelenteraten und zwar sowohl an Hydroidpolypen wie Anthozoen ähnliche, zum Teil ebenso, zum Teil weniger weitgehende Erfolge zu erzielen. Das natürlich große Sorgfalt erfordernde Verfahren war im wesentlichen das schon bei den Versuchen mit Schwämmen angewandte. Aus den isolierten Zellen entstanden die Zellaggregate, die sich zu den anfangs unregelmäßig, später regelmäßiger gestalteten Restitutionsmassen entwickelten (Fig. 354 *A* und *B*). Diese umgaben sich mit einer Peridermhülle und die im Innern erfolgenden Differenzierungen haben die Ausbildung der beiden Blätter (Körperschichten) zur Folge. An den Restitutionsmassen auftretende Vorwulstungen und Ausläufer liefern zunächst stolonenartige Fortsätze (Fig. 354 *C* bis *E*), an denen knospenähnliche Gebilde und aus ihnen die Hydranthen entstehen (Fig. 355 und 356). Die jungen Polypen fangen an, sich durch Knospung zu vermehren, wodurch sie zu einer kleinen Kolonie werden und somit allen Erwartungen genügen, die sich an eine Hydroidenkolonie stellen lassen.

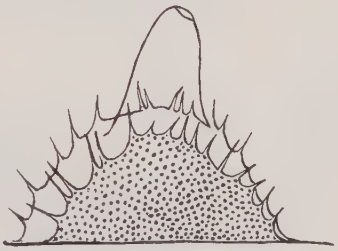


Fig. 353. Junger, im Freien aufgefundener Schwamm, der durch Regeneration (Dissoziation und Reunion) entstandenen kleinen Spongillide, der Fig. 351 *B* ganz ententsprechend (nach K. Müller)

Die erfolgreichen Versuche waren von Wilson an *Eudendrium* und *Pennaria* angestellt worden (Fig. 354—356). Begreiflicherweise bestand der Wunsch, sie

zu wiederholen und nachzuprüfen. Restitutionsmassen aus isolierten Zellen erhielten De Morgan und Drew bei ihren an *Antennularia* angestellten Versuchen; weiter entwickelten sie sich jedoch nicht, obwohl sie lange am Leben blieben. Ebensowenig geschah dies bei etwa einem Dutzend Hydroidenarten, mit denen C. W. Hargitt experimentierte, darunter *Tubularia*, die sich sonst so bildungsfähig erweist. Es mag sein, daß die Fortbildungsfähigkeit der Restitutionsmassen mit einer bestimmten biologischen Eigentümlichkeit der Hydroidpolypen zusammenhängt, nämlich damit, daß bei ihnen auf Zeiten einer größeren Aktivität solche einer

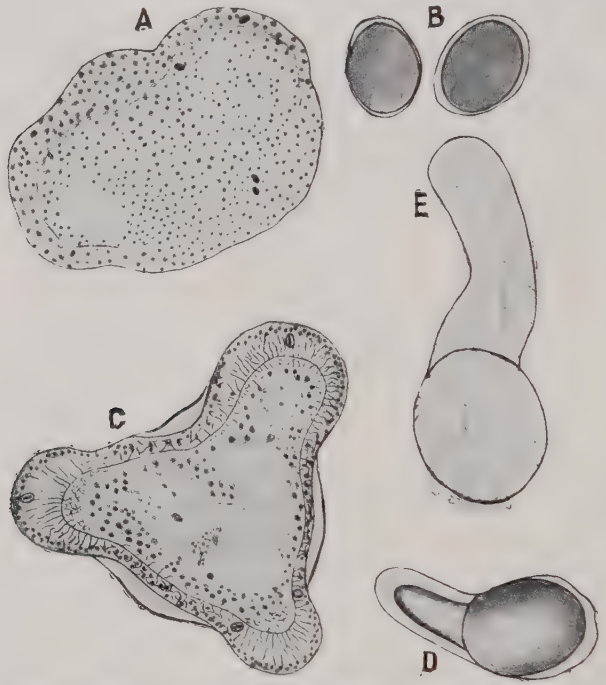


Fig. 354. *Pennaria tiarella; A* Restitutionsmasse nach 17 Stunden. *B* nach zwei Tagen mit Periderm (schwächer vergrößert), die Trennung der beiden Körperschichten schon im Gang, wie der Schnitt (*A*) erkennen läßt. *C—E* nach zwei bis drei Tagen mit Periderm, Bildung von Ausläufern, sowie Sonderung der Keimblätter (im Schnitt *C*, zwei Tage alt, stärker vergrößert) (nach H. V. Wilson)

verringerten Lebenstätigkeit und wohl gar der Ruhe folgen. Treffen die Versuche mit der letzteren zusammen, so ist ihr Gelingen wenig wahrscheinlich und die Weiterentwicklung in Frage gestellt, wie Hargitt anzunehmen geneigt ist. So waren auch seine eigenen Versuche mit *Eudendrium* nicht besonders erfolgreich, was wohl kaum daran liegt, daß andere Arten als bei Wilsons Versuch benutzt wurden, nämlich *E. racemosum* und *E. rameum*, während dessen Versuche an *E. carneum* angestellt wurden. Wohl bildeten sich Restitutionsmassen, aber nur in einigen wenigen Fällen gingen daraus Polypen von ziemlich dürftiger Beschaffenheit hervor. Bei *Podocoryne carnea* hingegen fielen die Versuche weit günstiger und beinahe so aus wie diejenigen von Wilson an *Eudendrium* und

Pennaria, d. h. es entstanden vollkommene Polypen, die wochenlang gehalten wurden. Übrigens setzt die Polypenbildung unter Umständen erst nach Wochen ein, während welcher Zeit die höchstens in Stolonen verlängerten Restitutionsmassen ziemlich unverändert liegen bleiben. De Morgan und Drew konnten die Restitutionsmassen der *Antennularia* zwei Monate am Leben erhalten, allerdings ohne daß sie sich weiter entwickelten, wie schon vorher erwähnt wurde.

Wenn zerriebene Teilstücke von Medusen zwar Restitutionsmassen, aber keine weiterentwickelten Stadien liefern, wie Hargitt feststellte, so war dies bei der viel weitergehenden Differenzierung ihrer Gewebe und Organe wohl nicht anders zu erwarten. Dagegen konnte Föyn (1924) durch Zerdrücken der an und für sich bildungsfähigeren Winterstolonen von *Clava squamata* lose Zellaggregate und deren Vereinigung zu festeren Zellkomplexen erzielen, die zum Hervorbringen neuer Stolonen und Polypen befähigt waren. Er legt dabei besonderes Gewicht darauf, durch Zerdrücken mehrerer, besonders geschlechtlich verschiedener Stolonen „Mischkolonien" erhalten zu haben, die sich als Hermaphroditen erwiesen.

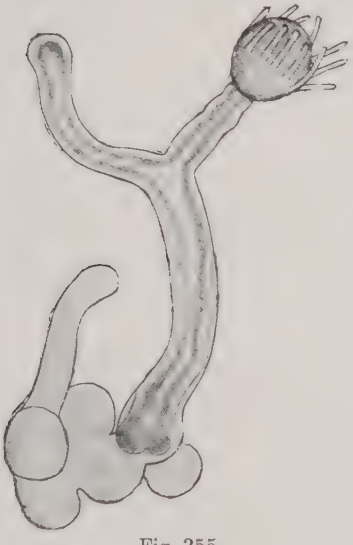


Fig. 355

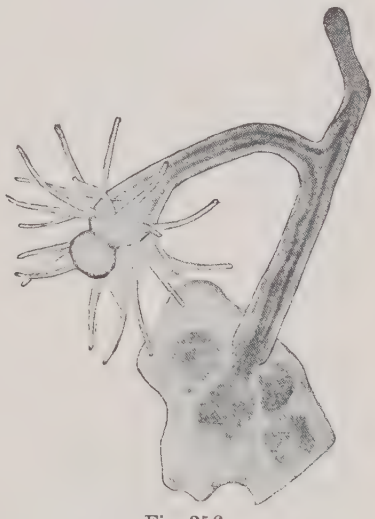


Fig. 356

Eudendrium carneum; Restitutionsmassen nach Bildungen von Ausläufern und Hydranthen (nach H. V. Wilson)

Dieselben Versuche wurden von Wilson mit abgetrennten Stücken eines Gorgoniden-Stockes (*Leptogorgia virgulata*) unternommen. Auch bei diesem, den Anthozoen zugehörigen höher differenzierten Tier entstanden Zellenaggregate und Restitutionsmassen, in deren Inneren eine Sonderung der beiden Keimblätter erfolgte. Eine weitere Entwicklung scheint allerdings nach den mir vorliegenden Mitteilungen nicht erfolgt zu sein, doch wird ihre Möglichkeit von dem Experimentator angenommen, der die Resti-

tutionsmassen in einen Schlitz des Gorgonienstammes versenkte und annimmt, daß sie dauernd mit diesem verschmolzen, um einen Teil des Stockes zu bilden.

Bei allen diesen Versuchen drängt sich immer wieder die Frage auf, welche Arten von Zellen es sind, die sich zur Bildung des neuen Organismus zusammenfinden. Sie wurde nach Möglichkeit geprüft, ohne bei der Schwierigkeit der Beurteilung des isolierten Zellenmaterials zu einer endgiltigen Entscheidung gebracht zu werden. Die Zellen der verschiedenen Gewebsarten in diesem Zustand mit einiger Sicherheit zu unterscheiden, ist kaum durchführbar, so daß immerhin die Möglichkeit der Anteilnahme von solchen besteht. Andererseits könnten die Gewebszellen eine Rück- und Umdifferenzierung erfahren, um in diesem Zustand an der Bildung der Restitutionsmassen teilzunehmen. Dann würden sie von indifferent gebliebenen, embryonalen Zellen kaum zu unterscheiden sein, denn die Annahme, daß in der Hauptsache die letzteren bei dem ganzen Vorgang beteiligt sind und die eigentlichen Gewebszellen zugrunde gehen, liegt zum mindesten nahe, wenn auch die große Masse der vorhandenen Zellen vielleicht dagegen spricht. Höchst überraschend und weiterer Aufklärung bedürftig, bleibt jedenfalls die Tatsache der Möglichkeit des Aufbaus eines vollständigen Organismus aus den bis zur Isolierung der Zellen getrennt gewesenen Teilen.

Weitgehendste Zerlegungen von Teilen des Körpers bis zum Isolieren der einzelnen Zellen sind seit einer Reihe von Jahren an Pflanzen und besonders an Tieren in großem Umfang mit bestimmten Fragestellungen vorgenommen worden. Mit gutem Erfolg konnte man Gewebsteile wie Zellen längere Zeit am Leben erhalten, um ihr weiteres Verhalten, ihr Wachstum, ihre Teilung und andere Lebensäußerungen andauernd zu beobachten. Die Gewebekulturen und das ganze Gebiet der Explantation berühren sich ziemlich eng mit dem der Transplantation, bei dem ebenfalls dem Körper Teilstücke entnommen werden, um andere Verwendung zu finden, weshalb die beiden Gebiete zusammen erst im 2. Band dieses Buches behandelt werden sollen.

22. Kapitel

Regeneration und Nervensystem

Unter den Organsystemen des Tierkörpers ist das Nervensystem dasjenige, von dem am ehesten eine Einflußnahme auf die Regeneration zu erwarten ist und bei dessen Vorhandensein oder Fehlen man das Einleiten oder Ausbleiben der Regeneration verstehen würde. Tatsächlich hat man bei den verschiedenartigsten Objekten nach einem vom Nervensystem ausgehenden Anreiz auf den Beginn der Regeneration oder nach dem vielleicht nur vorübergehenden, möglicherweise aber auch andauernden und sogar leitenden Einfluß gesucht, den das Nervensystem auf den Fortgang und weiteren Verlauf der Regenerationsvorgänge haben könnte. Diesen Einfluß hat man sich recht verschieden vorgestellt, teils sollte er ein ganz direkter sein, teils aber nur indirekt wirken. Bevor wir uns darüber, wie über andere dabei in betracht kommende Fragen verständigen, wird es nötig sein, einige Fälle der angenommenen, bzw. mehr oder weniger sicher erwiesenen Abhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem kennen zu lernen. Sie beziehen sich auf niedere wie auf höhere Tiere, von den Planarien bis hinauf zu den Wirbeltieren, besonders auf die mit Vorliebe hierbei wie für andere Regenerationsversuche verwendeten Amphibien. Im Wesen der Beziehungen des Nervensystems zu den übrigen Organen und Körperteilen liegt es, daß die Ergebnisse dieser Untersuchungen mit ihren Deutungen mancherlei Zweifeln ausgesetzt sind und trotz aller darauf verwandten Bemühungen nur in verhältnismäßig wenigen Fällen zu einer einwandfreien Klärung des Sachverhalts führten.

In der Hauptsache handelt es sich bei den Versuchen um das Ausschalten, meistens um die Wegnahme von Nervenzentren, weil sie am leichtesten erkennbar und faßbar sind. An manchen Objekten mag damit eine wirkliche Ausschaltung des Nerveneinflusses erzielt werden, an anderen wohl kaum. Jedenfalls ist anzunehmen, wenn auch gewöhnlich schwer nachzuweisen, daß außer den von den betr. Nervenzentren (Ganglien) direkt ausgehenden,

noch andere Nerveneinflüsse vorhanden und nach Entfernen jener Zentren wirksam sein können. Dadurch kann die Beurteilung der Versuchsergebnisse getrübt und unter Umständen unrichtig werden. Obwohl schwer nachweisbar, kommt derartiges für manche der im Nachfolgenden zu besprechenden Versuche in betracht.

Von der eigenen Regenerationsfähigkeit des Nervensystems und seiner Bestandteile (Ganglienzellen und Nervenfasern) war schon früher die Rede (Kap. 9 S. 277ff.).

A. Das Verhalten des Nervensystems zur Regeneration in den verschiedenen Abteilungen des Tierreichs

1. Turbellarien

Bei der Fähigkeit der Planarien, unter Umständen auch den das Gehirn (das obere Schlundganglion) enthaltenden Kopfteil nach Verlust neu zu bilden, lag die Frage nahe, von welcher Bedeutung das Zentralnervensystem für die Regeneration ist und ob es überhaupt etwas dabei zu tun hat. Wenn die des Vorderendes beraubten Planarien dieses zu ersetzen vermögen oder kleine, weiter nach hinten gelegene Teilstücke, wenn auch kleinere, so doch vollständige Würmer bilden, so scheint dies sehr entschieden gegen irgendeine Beteiligung des Nervensystems an der Regeneration zu sprechen. Trotzdem war man geneigt, eine solche anzunehmen, weil man fand, daß Teilstücke von Planarien leichter und schneller regenerieren, wenn sie die Gehirnganglien enthalten, als wenn dies nicht der Fall ist (R. Monti, Bardeen, L. V. Morgan).

Wenn auch Teile der vorderen, seitlichen und hinteren Körperpartien beim Fehlen der Kopfganglien wieder hergestellt werden, so ist nach den Beobachtungen von Morgan und Child aus dem Unterbleiben gewisser Neubildungen dennoch eine Beeinflussung der Regenerationsvorgänge durch das Nervensystem zu entnehmen: so erfolgt zwar (bei *Leptoplana*) auch in Abwesenheit der Ganglien die Wiederherstellung der Seitenteile, jedoch unterbleibt sie in der seitlichen Kopfregion. Nach den von Olmsted (1922) ebenfalls an *Leptoplana* wie an anderen Polycladen (*Phylloplana* und *Planocera*) angestellten Versuchen sind diese Turbellarien bei unverletztem Gehirn zu vollständiger Regeneration befähigt. Bleibt ein Teil des Gehirns erhalten, so sind die vorderen Partien ergänzungsfähig, auch die Augen können regeneriert werden, doch geschieht dies nicht bis zur völligen Wiederherstellung der früheren Gestalt und Größe.

Wird das Gehirn vollständig entfernt, so können vordere Körperteile überhaupt nicht mehr regeneriert werden; dagegen lieferten die in geeigneter Weise (mittelst einer dünnwandigen Glasröhre) enthirnten Würmer ein neues Schwanzende, wenn dieses entfernt worden war.

Das sind Ergebnisse, die im ganzen mit den von R. Monti, Child, und L. V. Morgan erhaltenen übereinstimmen, bei deren Versuchen sich immer wieder ein besserer Verlauf der Regeneration beim Vorhandensein, ein weniger guter beim Fehlen des Nervensystems ergab, ganz abgesehen davon, daß im letzteren Fall die Neubildung gewisser Teile unterbleiben konnte. Auch nach den von Pelseneer (1914) an *Leptoplana* angestellten Versuchen regenerieren kreisförmig aus dem Körper herausgeschnittene Stücke nur langsam oder überhaupt nicht, wenn ihnen das Nervensystem fehlt, während sie bei dessen Vorhandensein regenerieren und weiter leben.

Wenn seitliche Teile oder solche am hinteren Ende auch beim Fehlen des Gehirns ersetzt werden, so versuchte man dieses Verhalten durch den Einfluß des Ganzen auf die weniger umfangreichen, distalen Partien zu erklären (D. J. Lloyd), doch ist damit wenig gewonnen. Solche Planarien, bei denen es gelang, gerade nur die Gehirnpartie herauszunehmen, erscheinen quantitativ wenig verändert, doch vermögen sie ebensowenig wie jene Tiere, denen der Kopf mit dem Gehirn abgeschnitten wurde, dieses neu zu bilden. Jedenfalls gilt dies für *Leptoplana* und verwandte Arten, an denen die Versuche ausgeführt wurden (R. Monti, L. V. Morgan, Olmsted). Nun sind dies allerdings keine besonders regenerationsfähigen Formen; zweifellos ist es bemerkenswert, gerade ihr Verhalten in bezug auf das Nervensystem kennen zu lernen, aber vor allen Dingen müßte man sicheres darüber erfahren, welche Ergebnisse die mit der gleichen Fragestellung und Operationstechnik ausgeführten Versuche an Planarien mit entwickelterem Regenerationsvermögen haben würden. Wenn auch die gestellte Frage durch die Neubildung des Kopfes enthaupteter Planarien oder an kleineren kopflosen Teilstücken eine gewisse Beantwortung findet, so fehlt doch die letzte Entscheidung, die auch aus neueren, ähnliche Fragen behandelnden Untersuchungen nicht zu entnehmen ist (G. Colosi 1923, E. Keil 1924, W. Goetsch 1925).

An einem anderen Objekt, nämlich an *Dendrocoelum lacteum* führte Goldfarb (1909) seine Versuche aus, aber bekanntlich besitzt auch diese Triclade kein besonders ausgeprägtes Regenerationsvermögen. Die Ergebnisse, zu denen er gelangte, stimmen mit den

vorher besprochenen ziemlich überein, die daraus gezogenen Schlüsse sind freilich recht abweichende. Goldfarb stellte ebenfalls fest, daß die Würmer, denen der Kopf mit dem Gehirn genommen war (Fig. 357), den abgeschnittenen Schwanz wiederherstellen konnten. Wird die Hälfte des oberen Schlundganglions stehen gelassen, so erfolgt auch die Neubildung des Kopfes, doch geschieht diese dann noch, wenn der Schnitt hinter dem Ganglion, ja sogar wenn er noch bedeutend weiter hinten geführt wurde (Fig. 357 *c*—*c*). Goldfarb glaubt daraus schließen zu sollen, daß die Gehirnganglien für die Wiederherstellung der verlorenen Teile nicht von Bedeutung sind und daß für das Ausbleiben der Regeneration andere Ursachen anzunehmen sind, etwa der Mangel geeigneten Bildungsmaterials oder dessen unrichtige Verteilung, wodurch das Zustandekommen von Neubildungen teilweise oder ganz verhindert wird.

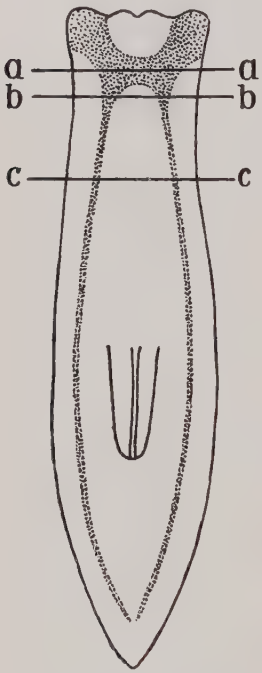


Fig. 357. Planarie (*Dendrocoelum*) mit Andeutung der durch das Gehirn (*a*—*a*), hinter diesem (*b*—*b*) und weiter nach hinten (*c*—*c*) geführten queren Schnitte (nach Goldfarb)

Nach der von Child vertretenen Auffassung übt das Zentralnervensystem auf die Regenerationsvorgänge zumal an den hinteren Regionen weniger einen „formativen Einfluß“ aus, als daß es der bestimmende Faktor für die Funktion der betreffenden Teile ist. Wie zu erwarten, lehrt die Beobachtung, daß hirnlose Teilstücke von Planarien auf äußere Reize weniger gut reagieren, wie auch ihre Bewegungen weniger geordnet verlaufen als bei normalen Würmern. So ist es begreiflich, daß solche Tiere auch weniger exakt regenerieren und häufig mangelhafte Regenerate zeigen, wodurch sich der Einfluß des Nervensystems als ein indirekter erweisen würde.

2. Anneliden

Sehr bekannt ist Morgans Versuch, am Regenwurm die Abhängigkeit der Kopfbildung vom Zentralnervensystem zu beweisen. Bei den Transplantationsversuchen an Lumbriciden hatte Joest (1897)

schon bemerkt, daß an solchen Stellen, an denen die Bauchmarkenden nicht zur Verwachsung gelangten, sondern als Stümpfe frei endigten, mit Vorliebe Neubildungen auftraten, so daß unter solchen Umständen bei Vereinigung zweier Schwanzenden (infolge der unrichtigen Verwachsung) an der Verbindungsstelle neue Köpfe hervorsproßten (Fig. 359). Die beiden Ganglienketten suchen die ihnen fehlenden Teile des Systems zu ersetzen, welches Bestreben die Neubildung der damit im Zusammenhang stehenden Körperteile, d. h. also je eines Kopfes veranlaßt. Auf Grund dieser Beobachtung erkannte Joest das Nervensystem unter den die Regeneration bestimmenden Faktoren als einen besonders wichtigen, und Rabes (1901) schloß sich ihm darin vollständig an, nachdem er bei den fortgesetzten Untersuchungen an Lumbriciden dieselben Wahrnehmungen gemacht hatte. Eigens daraufhin gerichtete Versuche von T. H. Morgan (1902) zeigten dann, daß die Neubildung eines Kopfes beim Regenwurm in der Tat vom Vorhandensein des Bauchmarks abhängt.

Fig. 358.
Ein Regenwurm, *Allolobophora foetida*, dessen Vorderende (*v*) abgetrennt ist (von der Rückenseite dargestellt) und an dessen Bauchseite ein bandförmiges Stück herausgeschnitten wurde (Ventralansicht). Der schwarze Punkt am Ende des Längsschnittes soll das freie Vorderende des Bauchmarks andeuten (nach T. H. Morgan)

Unternommen wurde der Versuch auf die Weise, daß der Kopf eines Regenwurms mit einigen vorderen Körperringen abgetrennt und dahinter von der Schnittfläche aus noch ein bandförmiges Stück der Bauchwand mit der entsprechenden Strecke des Bauchmarkes herausgeschnitten wurde (Fig. 358). Während unter gewöhnlichen Umständen (bei Anwesenheit des Bauchmarkendes) an der nach vorn gerichteten Wundfläche die Neubildung des Kopfes einzutreten pflegt, unterblieb sie hier und es fand nur ein Wundverschluß an den beiden Schnittflächen statt. Daraus ist zu schließen, daß das Fehlen des Bauchmarks die Kopfbildung verhindert, während diese an dem nun weiter nach hinten (am Ende des bandförmigen Wunddefektes Fig. 358) gelegenen freien Bauchmarkende in entsprechender

Weise erfolgen kann, wie sie von Joest beobachtet wurde. Werden durch geeignete Schnittführung zwei vordere Bauchmarkenden geschaffen, so kann es zur Ausbildung zweier Köpfe kommen.

Inwieweit die neu entstandenen Köpfe den gewöhnlichen vollständig entsprechen, d. h. mit Mund, Pharynx, Bauchmark, Schlundkommissären und Gehirn ausgestattet sind, braucht hier weiter nicht untersucht zu werden; daß dies bei derartigen Bildungen nicht immer in gerade vorschriftsmäßiger Weise der Fall sein wird, liegt auf der Hand, kommt aber für die aus dem ganzen Verhalten zu ziehenden Schlußfolgerungen weniger in Frage. Übrigens zeigten die von Joest an den Vereinigungsstellen zweier Schwanzenden (in der Ein- oder Zweizahl) erzielten Köpfe äußerlich eine recht gute Ausbildung (Fig. 359 *A* und *B*), wie sie sich auch funktionell hinsichtlich der Bewegung und Ernährung dem Ganzen einfügten. An Schnitten ließ sich vom Mund und Vorderdarm her die Verbindung mit dem Mitteldarm feststellen, wie auch das Vorhandensein der Nervenverbindung zwischen den neugebildeten Oberschlundganglien und dem Bauchmark des Hauptstücks (Rares). Nach Ruttloff (1908), bei dessen Transplantationsversuchen sich ebenfalls an den Vereinigungsstellen der (mit entgegengesetzten Polen verbundenen) Teilstücke neue Köpfe ergaben (Fig. 359 *C* und *D*), übernimmt ein solcher neugebildeter Kopf die ihm normalerweise zustehenden Funktionen und fügt sich sowohl in morphologischer wie in physiologischer Hinsicht dem Ganzen ein. Das ließ sich schon äußerlich an der Art der Bewegung und Reizleitung, wie auch innerlich (durch Untersuchung der Schnittserien) bezüglich der Ausbildung des Darmkanals und Nervensystems feststellen. Der neue Mund nimmt Nahrung auf, die den Darm passiert und durch den After abgegeben wird.

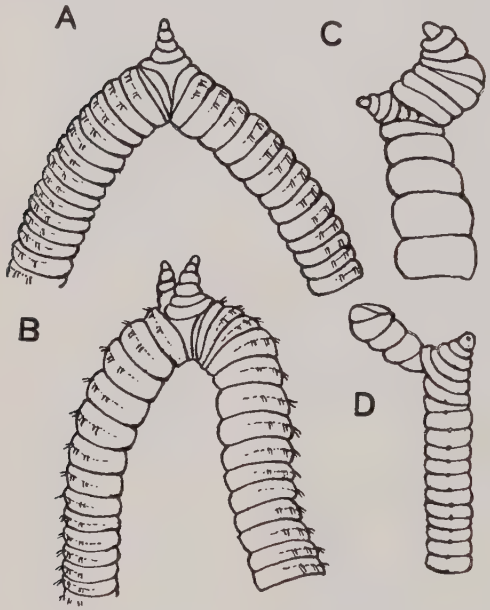


Fig. 359. *Helodrilus longus* (*Allolobophora terrestris*) *A* und *B*. Hervorsprossen eines und zweier Köpfe an der Vereinigungsstelle zweier Schwanzenden, *C* Bildung eines Kopfes an der oralen Vereinigungsstelle mit einem invers aufgepflanzten Pfropfstück, an dem ein heteromorphorer Kopf entstand, *D* Kopfbildung am Oralende des „Schwanzstückes", dem ein Pfropfstück invers aufgepflanzt worden war (nach Joest u. Ruttloff)

Entsprechend seinen durch Versuche an Seesternen und Molchen gewonnenen Anschauungen (vgl. S. 604 und 610) kam Goldfarb (1909) auch für

die Anneliden zu dem Ergebnis, daß die Kopfneubildung unabhängig vom Nervensystem erfolge. Obwohl die Versuche ganz ähnlich wie die von Morgan, d. h. mit Entfernen einiger vorderer Segmente und Herausnehmen einer Strecke des darauffolgenden Bauchmarks angestellt waren, erfolgte dennoch (nach Goldfarbs Angabe) die Bildung eines neuen Kopfes von der Wundfläche aus, obwohl das Bauchmark nicht bis an diese heranreichte. Nach dem Ergebnis jener Versuche wäre dies keinesfalls zu erwarten. Allerdings erwies sich die Ausbildung der Regenerate als verzögert und ziemlich unvollkommen; immerhin sollen es nach der gegebenen Darstellung Köpfe sein. Auffallend und wie der ganze Sachverhalt der Klärung bedürftig, ist die weitere Angabe von dem Vorhandensein des Oberschlundganglions und auch dessen Verbindung mit dem Bauchmark. Derartig widersprechende Angaben werden uns auch sonst noch entgegentreten.

Die bezüglich der Kopfregeneration bei den Anneliden vorhandenen Meinungsverschiedenheiten bzw. die einander gänzlich unvermittelt gegenüberstehenden Befunde, finden auch durch die später unternommenen Versuche von Hunt (1919) insofern keine Klärung, als sie unter anderer Fragestellung ausgeführt wurden. Außer dem Einfluß des Nervensystems auf die Wiederherstellung des Kopfes prüfte Hunt auch denjenigen des Darmkanals, indem er diesen auf die Strecke von etwa fünf vorderen Segmenten an den geköpften (d. h. ihrer drei bis vier Vorderringe beraubten) Regenwürmern entfernte. Das Fehlen des Darmes behindert die Kopfregeneration nicht, wenn jedoch außerdem die Bauchganglienkette der fünf bis sechs vorderen Segmente entfernt wurde, unterblieb die Wiederherstellung des Kopfes. Ansätze dazu wurden allerdings gemacht, aber sie blieben sehr unvollkommen. Man wird kaum im Zweifel sein, daß das Nervensystem dabei die ausschlaggebende Rolle spielte und sein Fehlen das Ausbleiben der Regeneration veranlaßte.

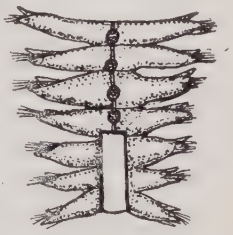


Fig. 360. Hinterende von *Nereïs diversicolor* mit abgeschnittenem Schwanzende und bandförmig herausgeschnittenem Streifen der Bauchwand (nach Nusbaum)

Nachdem die Kopfneubildung im Hinblick auf die Beteiligung des Nervensystems durch die besprochenen Versuche geprüft worden war, erschien es von Interesse, wie sich das Hinterende des Annelidenkörpers in dieser Beziehung verhält. Derartige Versuche wurden von J. Nusbaum an *Nereïs* unternommen. Diesem polychaeten Anneliden wurden die letzten sieben bis fünfzehn Körperringe abgeschnitten, sodann in den nunmehr letzten vier bis zehn Segmenten die Ganglien durch Herausschneiden eines Bauchwandstreifens (Fig. 360) oder mittelst glühender Nadeln zerstört. Während sonst nach dem Entfernen von Schwanzsegmenten deren Reparation eintritt, erfolgte bei dieser Ausführung des Versuchs zwar eine Wundheilung, aber die Bildung eines wirklichen Regenerats unterblieb. Erst nachdem das Bauchmark sich seinerseits ergänzt hatte und bis an die hintere Wundfläche vorgedrungen war, kam es zur Ausbildung eines Regenerationskegels und des sich daraus entwickelnden

Regenerats. Wie am Vorderende besteht danach auch am Hinterende des Annelidenkörpers eine Anteilnahme, wenn nicht sogar Beeinflussung der Regenerationsvorgänge, ohne welche sich diese nur unvollständig oder überhaupt nicht vollziehen.

3. Arthropoden

Bei Behandlung der unter der Bezeichnung Homöosis zusammengefaßten Erscheinungen, zumal dann, wenn an die Stelle eines Körperanhangs ein anderer tritt, war zu erwägen, ob dabei Nerveneinfluß in Frage kommt und sogar eine ausschlaggebende Rolle spielt (Kap. 16 S. 484). In dieser Beziehung erschienen immer wieder die Ergebnisse von Herbsts bekannten Versuchen maßgebend, nach welchem das Auge höherer Krebse beim Vorhandensein des Augenganglions durch ein Auge, beim Fehlen des Augenganglions hingegen durch eine Antennula ersetzt wird (Fig. 303 S. 482). Hier schien also die Notwendigkeit des Ganglions für den richtigen Verlauf der Regeneration nicht im mindesten fraglich zu sein, denn wenn es mit entfernt wurde, entstand ein ganz abweichendes Gebilde.

Trotz der anscheinend so klaren Sachlage wurden dennoch gewisse Bedenken erhoben, die schon früher (S. 483ff.) Beachtung fanden und die teils auf theoretischen Erwägungen, teils auf den bei eigenen Versuchen gemachten Wahrnehmungen beruhen (Giesbecht 1910, C. Herbst 1916 und 1917, Przibram 1919). Wie schon bei der Behandlung dieser Erscheinungen dargelegt wurde, führten die von Giesbrecht an ganz anderen Krebsen, nämlich an Stomatopoden angestellten Versuche dennoch zu demselben Ergebnis: auch bei ihnen trat eine Antennula an Stelle des Auges auf, wenn dieses mit dem im Stiel enthaltenen Ganglion entfernt wurde, welches Verhalten sogar beim natürlichen Geschehen (ohne Zutun des Experimentators) eintreten kann, wie ein Naturfund (Fig. 304 S. 483) zeigte.

Um die Anteilnahme der Ganglien und ihre Bedeutung für die Regeneration zu erweisen, stellte Giesbrecht weitere Versuche und zwar mit anderen Anhängen des Körpers höherer Krebse (*Palaemon*) an. Wegen der ziemlich oberflächlichen Lage der Ganglien und der dadurch gebotenen Möglichkeit ihrer leichten Entfernung eignen sich die Abdominalextremitäten dafür besonders gut. Die Ausführung des Versuchs entspricht ungefähr dem vorher für die Anneliden erwähnten. Vor der zu entfernenden Extremität wurde das hier und etwas weiter vorn durchschnittene Bauchmark

an der Schnittwunde herausgezogen und dann die Extremität der einen Seite abgeschnitten. Sie wurde trotz der Entfernung des zugehörigen Ganglions im Lauf der nächsten Häutungen regeneriert, was also ohne den „formativen Einfluß" des Ganglions (und somit des Nervensystems überhaupt) geschah.

Aus den von Herbst (1917) an demselben Krebs (*Palaemon rectirostris* unter den gleichen Gesichtspunkten, nur in etwas eingreifenderer Weise ausgeführten Versuchen ergibt sich ebenfalls die Möglichkeit einer Regeneration der Hinterleibsgliedmaßen ohne Vorhandensein der Ganglien, aber zumeist geschieht dies in recht kümmerlicher Weise oder sie unterbleibt wohl auch ganz. In den verhältnismäßig wenigen Fällen, in denen Regenerate von einigermaßen normaler Beschaffenheit entstehen, glaubt Herbst dies auf eine „Nachwirkung des formativen Reizes der Ganglien" zurückführen zu sollen, da ein Nachwachsen des regenerierenden Bauchmarks selbst, wie man es vermuten könnte und wie wir es bei den Anneliden kennen lernten, anscheinend nicht in Betracht kommt. Man sieht, es bestehen da noch allerhand Schwierigkeiten.

Keinen oder doch keinen irgendwie wesentlichen Einfluß des Nervensystems auf die Neubildung von Körperanhängen glaubte Kopec (1923) an Insektenlarven feststellen zu können. Bei einer größeren Anzahl von Schmetterlingsraupen (*Lymantria dispar*) entfernte er einen der Afterfüße (am vierten Abdominalsegment) samt dem zugehörigen Ganglion und Nerven. Die Operation wurde an den jungen Raupen nach der zweiten Häutung vorgenommen, so daß während des darauffolgenden Larvenlebens noch Zeit für den etwaigen Ersatz des verlorenen Fußes war. Dieser wurde auch tatsächlich bis zur letzten Häutung neu gebildet, etwas kleiner zwar als der normale, aber ihm doch im ganzen entsprechend. Da auch die in ungefähr gleicher Zahl operierten Kontrolltiere, denen das Ganglion belassen war, den Fuß nur in einigen wenigen Fällen wiederherstellten, war dies ein Erfolg, d. h. eine Regeneration ohne Beeinflussung durch das Nervensystem, wie Kopec meint. Allerdings müßte man dessen sonstiges Verhalten dabei kennen, besonders wie es mit einer etwaigen Reparation des Bauchmarks selbst steht.

Dieselbe Frage macht sich auch bei Versuchen geltend, die von A. L. Thomson (1922) an *Sphodromantis bioculata* ausgeführt wurden. Nach Zerstören des zugehörigen Thorakalganglions (mit der heißen Nadel) wurde das Vorderbein unter dem Trochanter abgelöst, worauf die Regeneration zwar erfolgte, aber infolge des Wieder-

eintretens der Bewegungsfähigkeit an der Extremität hinsichtlich des Ganglienausfalls bzw. eines fehlenden Einflusses auf den Vollzug der Regeneration recht zweifelhaft wurde.

Erwähnenswert ist bei den Versuchen der Ganglienentnahme an Raupen das weitere Verhalten der Organe, auf welches geachtet wurde. Zum Teil scheinen die Organe, wie Hypodermis und Muskulatur nur wenig davon berührt zu werden, doch kann es besonders in späteren Stadien zu einer Rückbildung der Muskulatur in den ganglienlos gemachten Segmenten kommen. Die dann eintretende Wucherung anderer Organe, wie des Fettgewebes, der Tracheen und des Darmes erklärt sich nach Kopec aus der Korrelation der Organe.

In diesem Zusammenhang sei nur kurz darauf hingewiesen, daß sich Kopec (1922) in anderen Arbeiten allgemeiner mit dem Einfluß und der Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklungsvorgänge beschäftigte, wobei er fand, daß sich für manche von ihnen ein vom Nervensystem ausgehender „formativer Reiz" nicht feststellen läßt, daß aber andere wie die sich während der Insektenmetamorphose vollziehenden Vorgänge unter dem Einfluß des Gehirns stehen.

Endlich sei noch eine Erscheinung herangezogen, bei der es sich um eine von den vorhergehenden recht abweichende Beeinflussung und Kontrolle von Regenerationsvorgängen durch das Nervensystem handeln sollte. Sie betrifft den schon früher (Kap. 14 S. 396) besprochenen und als kompensatorische Regulation erklärten Austausch der beiderseitig verschieden geformten Scheren höherer Krebse (Przibram). E. B. Wilson versuchte den Einfluß des Nervensystems auf diesen Vorgang dadurch zu ergründen, daß er nach Entfernen der Schere der einen Seite den Nerven derjenigen der anderen Seite durchschnitt und auf diese Weise die Scherenvertauschung verhinderte. Diese trat jedoch ein, wenn die nervöse Verbindung vorher wieder hergestellt werden konnte. Somit schien eine Beeinflussung des Scherenaustausches durch das Nervensystem vorzuliegen, aber freilich sind die Ergebnisse dieser Versuche wie mancher anderen auf den Einfluß des Nervensystems bezüglichen nicht klar und eindeutig genug, um nicht mancherlei Einwendungen und anderen Deutungen ausgesetzt zu sein. So vermag sich Przibram der von Wilson vertretenen Auffassung nicht anzuschließen, sondern nach seiner Meinung handelt es sich nur um eine infolge der Nervendurchschneidung eingetretene Wachstumshemmung, die mit dem eigentlichen Scherenaustausch nichts zu tun hat (Przibram, Morgan).

4. Echinodermen

Die schon früher (Kap. 5 und 21 S. 162 und 567) erwähnte Tatsache, daß am Seesternarm wohl die entfernte Rückenfläche, nicht aber die Bauchfläche regeneriert werden kann (King, Schapiro), wurde so gedeutet, daß ersteres unter dem Einfluß des an der Ventralfläche liegenden Radiärnerven geschehe. Dem fügte sich das von Przibram beschriebene Verhalten der *Comatula (Antedon)* an, bei der wohl die das Zentralnervensystem enthaltenden Körperteile, nicht aber die übrigen regeneriert werden. Für die Seesterne spricht sich Schapiro (1914) sehr entschieden gegen diese Auffassung aus. Daß wohl die

dorsale, nicht aber die ventrale Fläche neu gebildet werden kann, hat nach ihm rein mechanische Gründe. Die beiden Wundränder der erhaltengebliebenen Rückenfläche wachsen alsbald ventralwärts zusammen und nach der Art der Skelettbildung ist diese dadurch ausgeschlossen, während gerade im Zusammenhang mit der (in der Hauptsache durch das Skelett bedingten) Organisation der Ventralfläche beim Entfernen der Rückenhaut eine Verwachsung der Wundränder nicht erfolgt. Hierin liegt der Grund für die Unmöglichkeit des Ersatzes der Bauchfläche, nicht aber in dem Fehlen des Ventralnerven. Dabei muß man sich jedoch bewußt sein, ob nicht trotz der auf der Hand liegenden größeren Schwierigkeit eines Ersatzes der

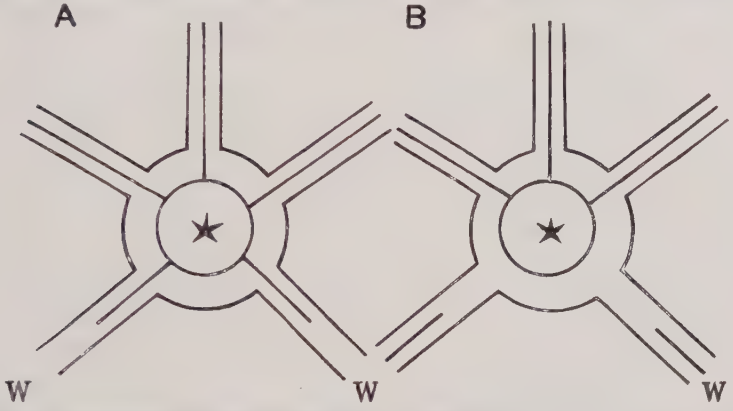


Fig. 361. Schematische Darstellung der an *Oghioglypha* vorgenommenen teilweisen Zerstörung des Nervensystems; *A* von der Wundfläche *W* aus, *B* an der Armbasis bis zum Ringnerven; der periphere Teil des Nervenstrangs bleibt im letzteren Fall erhalten (nach Morgulis)

Bauchfläche nicht dennoch das Fehlen des Nervenstranges in Betracht kommt, wenn dessen Einflußnahme auch schwer zu kontrollieren ist.

Einfacher und leichter zu übersehen erscheint die Anteilnahme des Nervensystems bei den von Morgulis (1912) an Schlangensternen angestellten Versuchen, die wie bei den Anneliden und Arthropoden auf dem Ausschalten einer Strecke des Nervenstranges beruhten. Da dieser in einer Art Kanal liegt, ließ er sich durch Einführen eines Platindrahtes leicht zerstören, was von der Wundfläche der abgeschnittenen Arme, aber auch von einem etwas weiter gegen die Scheibe zu gelegenem Punkt aus geschah, wie es durch die beiden Abbildungen (Fig. 361 *A* und *B*) erläutert wird. Im ersteren Fall, in welchem der Nervenstrang nicht bis an die Wundfläche reicht (Fig. 361 *A*), erfolgt niemals die Bildung eines Regenerats (Fig. 362

A und *B*), während dies im anderen Fall (beim Fehlen eines Teiles des Nervenstrangs und Vorhandenseins an der Wundfläche (Fig. 361 *B*) geschieht, wie die Abbildung (Fig. 361 *C*) zeigt. Zu deren Erläuterung muß hinzugefügt werden, daß immer ein „Kontrollarm" belassen wurde, der zwar zum Teil abgeschnitten, an dem jedoch der Nervenstrang nicht zerstört worden war und der entsprechend ein Regenerat hervorbrachte (Fig. 362 *A* und *B*).

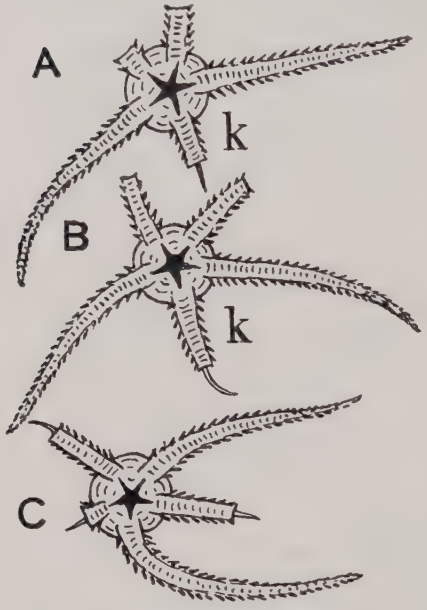


Fig. 362. *Ophioglypha lacertosa* *A* u. *B*. Teilweises Wegnehmen dreier Arme in verschiedener Entfernung von der Scheibe; die beiden (nach Operation Fig. 361 *A*) behandelten Arme ohne Regenerat; der dritte einfach abgeschnittene (Kontroll-) Arm mit Regenerat; *C* nach Operation Fig. 361 *B*, alle drei Arme zeigen Regenerate (nach Morgulis)

Daß die Anwesenheit des Nervensystems für die Regeneration von Wichtigkeit ist, ergibt sich aus diesen Untersuchungen ohne weiteres. Morgulis betrachtet sie als „eine conditio sine qua non der vollkommenen Regeneration" und spricht sich dahin aus, daß der Einfluß des Nervensystems auf die Regeneration von seiner An- und Abwesenheit an der Wundfläche, aber nicht „von seinem funktionellen Übergewicht" abhängt, wie dies verschiedentlich bei derartigen Erscheinungen als wahrscheinlich angenommen wurde.

Dagegen ist Goldfarb (1909) in Übereinstimmung mit seiner für die Anneliden und Amphibien vertretenen Anschauung auf Grund der an Seesternarmen mit deren teilweiser Entfernung und streckenweiser Zerstörung des Nervensystems angestellten Versuche der Meinung, daß der Ersatz der verlorenen Teile unabhängig vom Nervensystem erfolgt. Gegenüber den von Morgulis erzielten Untersuchungsergebnissen erscheint eine Begründung dieser Angaben notwendig.

5. Mollusken

Beschaffenheit und Lage des Zentralnervensystems im Weichtierkörper in Verbindung mit dessen starker Kontraktilität und den Lebensverhältnissen der Mollusken erschweren die Prüfung des Nerveneinflusses auf die Regeneration einzelner Körperteile außer-

ordentlich oder machen sie bei vielen ganz unmöglich. Am ehesten bieten die Fühler der Schnecken durch ihre freie und verhältnismäßig unabhängige Lage eine gewisse Aussicht auf Erfolg. Von ihrer Regenerationsfähigkeit war bereits die Rede (Kap. 5 S. 147). Mit den Versuchen über die Fühlerregeneration verband sich von selbst diejenige der an ihnen gelegenen Augen, bezüglich deren die Autoren zu dem Ergebnis gelangten, daß ihre Neubildung unabhängig vom Nervensystem erfolge und die Verbindung mit diesem infolgedessen erst nachträglich wieder hergestellt werde (Carrière, Cerny, Techow, Hanko, König). Die Frage erfuhr neuerdings durch F. Nonne (1925) eine eingehende Prüfung mit einem damit im ganzen übereinstimmenden Ergebnis.

Bei den Versuchen des letztgenannten Autors wurden nicht nur die Fühler abgeschnitten, sondern es gelang ihm auch, die Hälfte des Gehirns, d. h. das eine der beiden Cerebralganglien zu entfernen. Aber auch dieser Versuch führte (bei *Tachea [Helix] hortensis*) zu dem Ergebnis, daß die Augen selbst beim Fehlen des zugehörigen Cerebralganglions regeneriert werden und daß dies wohl auch für den Fühler gilt, der jedenfalls einen Ansatz zur Wiederherstellung macht (Fig. 363) und diese später fortsetzen dürfte. Die Augenregeneration kann eintreten und vollendet werden, bevor die Tentakelregeneration eingesetzt hat, so daß sie von ihr unabhängig ist.

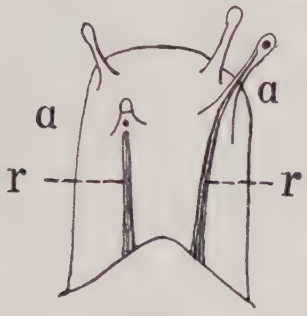


Fig. 363. *Tachea hortensis*: Regeneration des linken Auges und Augenfühlers (*a*) nach Entfernen des linken Cerebralganglions und hinteren Fühlers, *r* der Rückziehmuskel (nach F. Nonne)

Aus den allerdings durch die Ungunst des Objekts beeinflußten Versuchen glaubt Nonne entnehmen zu dürfen, daß (im Sinne von C. Herbst) eine qualitative Beeinflussung der Regeneration durch das Nervensystem nicht besteht. Obwohl die Versuche über die Augenregeneration bei den Gastropoden eine große Übereinstimmung zeigen, wird man sie im Hinblick auf das Verhalten anderer Tiere selbst nicht für die Mollusken verallgemeinern dürfen, sondern die Ergebnisse weitergeführter Versuche abwarten müssen.

6. Vertebraten

Trotz des auch bei den Wirbeltieren bestehenden Widerstreits über die Frage, ob das Nervensystem einen Einfluß auf die Re-

generationsvorgänge ausübt und der wiederholt dagegen erhobenen Einwendungen ergibt sich als Summe der zahlreichen, sich damit beschäftigenden Untersuchungen doch schließlich der entschiedene Eindruck des tatsächlichen Vorhandenseins der Einflußnahme des Nervensystems in irgend einer Form. Bei der beschränkten Regenerationsmöglichkeit dieser höheren Tiere beziehen sich die darüber vorgenommenen Versuche in der Hauptsache auf die Gliedmaßen der Amphibien, sowie auf deren dafür ebenfalls recht geeigneten Schwanz.

Für die Ausführung der Versuche besteht die Möglichkeit der Wegnahme oder Zerstörung der hauptsächlich in Frage kommenden Teile der nervösen Zentren und das Durchtrennen der die betreffende Körperpartie versorgenden Nerven. Beides wurde vorgenommen. Im Vergleich mit den bei wirbellosen Tieren angewandten Verfahren seien zunächst die Ergebnisse der ersteren Methoden erwähnt. Beim erwachsenen Axolotl schnitt Barfurth (1901) 2 cm vor der Schwanzspitze ein kreisrundes Stück des Achsenteils mit Rückenmark, Wirbelsäule, Chorda und Muskulatur heraus und entfernte außerdem die Schwanzspitze in etwa 1 cm Länge. Dabei zeigte sich, daß die Regeneration der Schwanzspitze erfolgte, noch ehe das Loch repariert und dabei etwa die unterbrochene Verbindung am Rückenmark wieder hergestellt war. Wie Barfurth selbst hervorhebt, ist diesen Versuchen gegenüber der Einwand zu machen, daß der vom übrigen Zentralnervensystem abgetrennte periphere Teil des Rückenmarks lebendig bleibt und die Regeneration beeinflußt oder daß letzteres durch Nervenanastomosen geschieht, die mit dem Zentralnervensystem in Verbindung stehen.

Das gleiche Ergebnis, d. h. die Regeneration der abgeschnittenen Schwanzspitze wurde auch dann erzielt, wenn Barfurth Rückenmark und Chorda dorsalis an zwei Stellen hintereinander mit einer glühenden Nadel durchtrennte. In noch höherem Maße als die vorhergehenden Versuche sollten diese die Unabhängigkeit der Regeneration vom Zentralnervensystem wenn nicht erweisen, so doch wahrscheinlich machen.

In etwas anderer, sehr radikaler Weise sollte der Einfluß des Zentralnervensystems auf die Regeneration durch die Versuche Rubins (1903) geprüft werden, die darin bestanden, daß an ganz jungen Froschlarven der dorsale Kopfteil mit dem Gehirn, Augenanlagen, Riechgruben usw. entfernt wurde. Die derartig behandelten Larven regenerierten die abgeschnittene Schwanzspitze ebenso gut

und schnell wie normale Larven, ohne daß eine nennenswerte Reparation des Gehirns eingetreten wäre.

Die Ergebnisse dieser Versuche stehen in einer gewissen Übereinstimmung mit denjenigen, die in ähnlicher Weise zur Prüfung des Einflusses unternommen wurden, welchen das Nervensystem auf die Entwicklungsvorgänge hat. J. Löb durchschnitt den Larven von *Amblystoma* vor der Metamorphose das Rückenmark und fand, daß trotz der Lähmung der hinteren Körperpartie die Metamorphose in der gewöhnlichen Weise erfolgte. Letzteres ergab sich auch bei den Versuchen von Wintrebert an Salamander-, Frosch- und Krötenlarven, nachdem ihnen Stücke des Rückenmarks mit den Spinalganglien weggenommen worden waren.

An Froschlarven, denen das Gehirn genommen war, konnte Schaper feststellen, daß sie ihre Entwicklung und ihr Wachstum in einer von den normalen Larven nicht wesentlich abweichenden Weise fortsetzten. In Anlehnung an Schaper kam auch Goldstein (1904) auf Grund seiner ebenfalls an Molch- und Froschlarven ausgeführten Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß mindestens in einer frühen Entwicklungsperiode sowohl die Regenerations- wie die Entwicklungsvorgänge unabhängig vom Zentralnervensystem verlaufen, wenn sich auch allmählich eine solche Abhängigkeit herausbildet und zunehmend an Bedeutung gewinnt. Das steht in Übereinstimmung mit den von Rubin an seinen enthirnten oder der betreffenden Nerven beraubten Larven, bei denen zwar anfangs die Regeneration des abgeschnittenen Schwanzes und der Gliedmaßen so rasch und gut wie bei den Kontrolltieren verlief, aber doch schließlich an der gelähmten Seite (die Gliedmaßen-)Regeneration zurückblieb. Demnach erschien das Nervensystem doch nicht entbehrlich, wenn die Regeneration in normaler Weise zu Ende geführt werden sollte.

Allerdings hatten die Versuche von Harrison (1904) an Froschlarven, denen vor der Differenzierung des Muskel- und Nervensystems das Rückenmark herausgeschnitten wurde, deutlich gezeigt, daß auch ohne dieses die Sonderung und weitere Ausbildung des Muskelsystems in normaler Weise erfolgte. Durch Entfernen eines Vagusganglions wurde von Harrison an Froschlarven nachgewiesen, daß die bei der normalen Entwicklung der Seitenlinie auftretenden ontogenetischen Vorgänge, wie das Auswachsen der Anlage (Zellteilung und Zellwucherung), Sonderung der Anlage in Zellgruppen, Bildung der einzelnen Sinnesorgane, Differenzierung in Sinnes- und

Hilfszellen auch ohne den Einfluß des Nervensystems, in diesem Fall des Vagus stattfindet. Von einem formativen Reiz des Nervensystems auf das Hervorrufen und die Weiterführung dieser wie auch anderer Entwicklungsvorgänge scheint demnach nicht die Rede zu sein.

Unabhängig vom Einfluß des Zentralnervensystems geschieht nach Harrison auch die Entwicklung der Gliedmaßen. Der Nachweis dafür war durch die Überpflanzung der Beinknospen der Amphibienlarven an andere Stellen ihres Körpers zu erbringen, wie bereits durch die älteren Versuche von Braus (1905) gezeigt und durch die neueren von Detwiler (1920—1922) bestätigt wurde. Freilich handelt es sich hierbei um ganz junge, unentwickelte Teile, die auch ohne den normalen Zusammenhang mit den übrigen, also durch Selbstdifferenzierung zur weiteren Entwicklung befähigt sind. Skelett, Muskulatur und Gefäße bilden sich ohne jede Verbindung der betreffenden Teile mit dem Nervensystem. Allerdings tritt diese später durch Versorgung mit Nerven aus der Nachbarschaft ein. Auf diese auch für die Nervenregeneration wichtigen Erscheinungen kann erst im 2. Band dieses Buches näher eingegangen werden.

Eine verläßliche und deshalb Erfolg versprechende Unterbrechung des Zusammenhangs mit dem Zentralnervensystem ließ sich mittelst Durchschneidens der den betreffenden Körperteil, besonders eine Extremität versorgenden Nerven erzielen, welche Methode auf Barfurths Anregung von Rubin und einer Reihe anderer Autoren angewendet wurde. Nach Durchtrennen des Brachial- oder Lumbalplexus zeigte sich, daß zwar an der gelähmten und empfindungslosen Vorder- oder Hintergliedmaße die Regeneration der abgeschnittenen peripheren Teile (Zehen, Mittelfuß und ganzer Fuß) ebenso rasch einsetzt wie an der normalen Gegenseite, daß aber die weitere Ausbildung des entstandenen Regenerationskegels unterbleibt oder nur in sehr unvollkommener Weise verläuft.

Abhängig vom Nervensystem erweist sich auch die Regeneration der Barteln und ihrer Sinnesorgane, wie derjenigen der Seitenlinie bei dem Zwergwels *Amiurus nebulosus*, da sie nur beim Vorhandensein, nicht aber beim Fehlen des zugehörigen Nerven neu gebildet werden (Olmsted 1920, Brockelbank 1925, May 1925, vgl. hierzu Kap. 9 S. 283).

Mit den vorerwähnten, an Amphibienextremitäten gewonnenen Ergebnissen lassen sich die von G. Wolff (1902 und 1910) erzielten vereinigen. Wolff verfuhr allerdings wieder radikaler, ebenso wie es Walter (1912) nach seiner Methode tat. Wenn er den Molchen

nur das Lumbalmark ausbohrte, ergab sich keine Beeinflussung der Beinregeneration, was jedoch bei Entnahme der Lumbalwirbelsäule samt Rückenmark und Spinalganglien der Fall war. Wolff verfuhr überdies so, daß er an seinen Tritonen die Beinamputation bereits vor der Nervenzerstörung vornahm, wodurch die Regeneration ungestört in Gang kam. War nicht nur der Regenerationskegel gebildet, sondern auch die Form des Beines schon angedeutet, so wurde das zugehörige Nervenzentrum in der angegebenen Weise vernichtet und die Folge davon war, daß die weitere Ausbildung der Gliedmaße unterblieb. Die so behandelten Molche wurden jahrelang gehalten, ohne daß eine Ergänzung der operierten Extremität erfolgte (Fig. 298). Ihre Versorgung durch Nerven tritt allerdings mit der Zeit ein, wie die zurückkehrende Beweglichkeit und Reizbarkeit erkennen läßt. Wurde nun an einem solchen, durch lange Zeit unverändert gebliebenem Beinstumpf ein Stück abgeschnitten, so bildete sich nunmehr eine neue, wenn auch nicht vollständige, z. B. nur mit zwei oder drei Zehen ausgestattete Extremität und das gleiche wiederholte sich bei Fortsetzung der Amputation.

Die von F. K. Walter (1912) ebenfalls an Tritonen ausgeführten Versuche ergaben nach seiner eigenen Aussage eine volle Bestätigung der Wolffschen Ergebnisse, wonach die Beinregeneration ohne den Zusammenhang mit dem Zentralnervensystem unmöglich ist. Wie Wolff hielt Walter die Molche, denen er die Lumbalwirbelsäule mit Rückenmark und Spinalganglien genommen und die Beine in verschiedener Höhe abgeschnitten hatte, mit ihren stummelförmigen Hinterbeinen lange Zeit, ohne daß sie irgendwelche Veränderungen zeigten (Fig. 364 *A—D*). Außerdem stellte er fest, daß beim Fehlen der motorischen Nerven das Wachstum trotzdem erfolgt und die Spinalganglien für sich den normalen Verlauf der Regeneration ermöglichen. Letzteres sollte nach dem von Godlewski (1904) allerdings am Schwanz der Molche (durch Zerstören des Rückenmarks mit glühender Nadel von der Wundfläche des abgeschnittenen Schwanzes aus) gewonnenen Befund nicht der Fall sein. Danach vermögen die Spinalganglien die formative Wirkung der Rückenmarkszentren nicht zu ersetzen, vielmehr ist das Vorhandensein des unverletzten oder regenerierten Rückenmarks die Bedingung für den normalen Verlauf des Regenerationsprozesses der peripheren Teile. In dieser allgemeinen Fassung sind die von Godlewski gezogenen Schlüsse unter Berücksichtigung der vorher mitgeteilten Befunde offenbar nicht zulässig (Walter).

C. S. Hines (1906), der seine Untersuchungen wie A. J. Goldfarb (1909) an dem nordamerikanischen Molch *Diemyctilus viridescens* anstellte, beobachtete beim Durchschneiden der Lumbalwurzeln am Rückenmarksaustritt eine Verzögerung in der Regeneration des abgetrennten Hinterbeins. Wenn der Hauptnerv am oberen Ende des Oberschenkels durchschnitten und das Bein im Kniegelenk amputiert wurde, erwies sich der Verlauf der Regeneration als ungehindert. Nach anfänglicher Verzögerung der Regeneration, konnte diese später durch den weiteren normalen Regenerationsvollzug

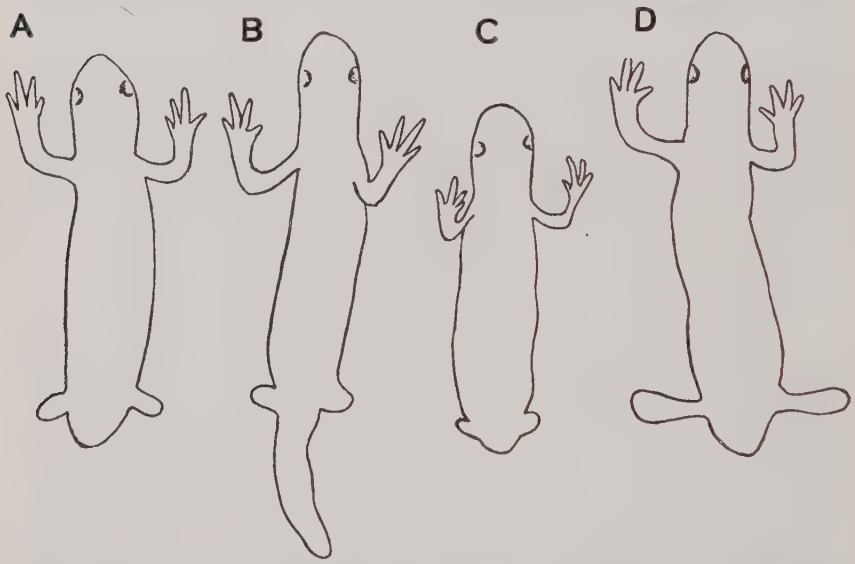


Fig. 364. *Triton cristatus* 206 Tage nach Entfernen der Lumbalwirbelsäule mit Rückenmark und Spinalganglien, sowie Abschneiden der Hinterbeine in verschiedener Höhe; bei *D* sind nur die Zehen abgeschnitten. Die aufgetriebenen Schwänze waren entfernt worden (nach Walter)

wieder ausgeglichen werden. Während diese Ergebnisse für den Einfluß des Nervensystems auf die Regeneration nichts bestimmtes erkennen lassen, betont Goldfarb auf Grund seiner Beobachtungen sehr entschieden die Unabhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem. In Übereinstimmung mit der an anderen Tieren (Planarien, Lumbriciden, Asteriden) gewonnenen Anschauung fand Goldfarb, wenn er die Hinterbeine von *Diemyctilus* abgeschnitten und vorher oder nachher den sie versorgenden Nervenplexus oder aber das Rückenmark (zum Teil mit den Spinalganglien, wie er annimmt) zerstört hatte, dennoch das Eintreten einer unter Umständen durch-

aus normalen, zuweilen allerdings mit Mißbildung verlaufenden Regeneration.

Die Ergebnisse von Goldfarb scheinen zu denjenigen von Wolff und Walter in einem sehr entschiedenen Gegensatz zu stehen, sind aber von Wolff (1910) in recht überzeugender Weise dahin gedeutet worden, daß eine Vernichtung der Spinalganglien in Wirklichkeit nicht stattgefunden hatte und der Einfluß des Zentralnervensystems infolgedessen gar nicht ausgeschaltet war, welcher Annahme sich auch Walter anschließt. Damit würde der Gegensatz zwischen den Ergebnissen jener Versuchsreihen verschwinden und Wolff sieht sogar eine Bestätigung seiner eigenen Befunde darin.

Den Spinalganglien wird auch in der neueren Untersuchung von Locatelli (1924) im Gegensatz zu den eigentlichen nervösen Zentren der Haupteinfluß auf die Extremitätenregeneration der Tritonen zugeschrieben. Fehlen sie, so findet keine Regeneration statt, dagegen setzt sie wieder ein, wenn die Spinalganglien selbst neu gebildet sind, während das Rückenmark und die von ihm ausgehenden Nervenbahnen dabei unbeteiligt bleiben.

Die letzteren Versuchsergebnisse lassen sich, wie man sieht, mit den vorher besprochenen vereinigen. Gewisse Verschiedenheiten in der Darstellung und Auffassung bleiben bestehen, wie das durch die Schwierigkeit in der Ausführung der Operationen und ihrer Beurteilung erklärlich ist. Dasselbe gilt auch für die ebenfalls an Tritonen in letzter Zeit unternommenen Versuche von O. Schotté (1922) und P. Weiss (1922—1924), die unter sich, sowie mit den vorher genannten Beobachtern darin übereinstimmen, daß ein Nerveneinfluß für den Vollzug der Regeneration notwendig sei, nur fragt es sich, welcher Art er ist.

Die Versuche wurden auf verschiedene Weise und mit verschiedener Fragestellung unternommen, diesmal an der vorderen Extremität, so daß der Brachialplexus zu durchschneiden war. Schotté amputierte im Bereiche des Unterarmes, Weiss am Oberarm. Außer der Durchtrennung bzw. Entnahme eines Teiles des Brachialplexus wurde der Unterschied in der Ausschaltung der motorischen, sensiblen und sympathischen Nerven, nach Möglichkeit festgestellt und die Wirkung des Zerstörens der Spinalganglien geprüft (Schotté). Außerdem wurde die Ausschaltung der Nerven vor, gleichzeitig oder nach der Amputation vorgenommen.

Die Ergebnisse der zahlreichen, wiederholt ausgeführten Versuche lassen sich dahin zusammenfassen, daß nach Ausschalten des

Hauptarmnerven vor oder gleichzeitig mit der Amputation am Oberarm die „Organregeneration“ ausbleibt. „Der Prozeß, der sonst am innervierten Amputationsstumpf über Blastem, Knospe und Anlage zur Herstellung einer ausdifferenzierten, typisch gestalteten Extremität führt, setzt ohne Nerven nicht ein“ (P. Weiss). Da die Nervendurchtrennung immer nur an einer Seite, die Amputation jedoch beiderseitig vorgenommen wurde, so läßt sich das Ergebnis der Operation und damit der Nerveneinfluß auf den Vollzug der Regeneration auf diesem Wege recht gut erweisen (Fig. 365 *A*). Anstatt der geregelten Regenerationstätigkeit ist an der Wundfläche des entnervten Stumpfes nur eine „unorganisierte Proliferationstätigkeit“ der einzelnen Gewebe bemerkbar.

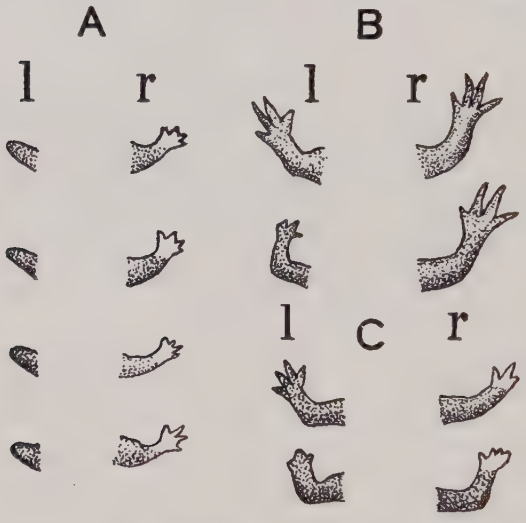


Fig. 365. *Triton cristatus*; *A* Ausbleiben der Regeneration des linken Armes (*l*) nach Durchtrennen des Hauptnerven, Regeneration des rechten (Kontroll-) armes (*r*); *B* und *C* Involution des regenerierten linken Armes (*l*) nach der Nervendurchtrennung, oben am Tag des Durchtrennens, unten elf Tage später (*B* und *C*), *r* der regenerierende rechte (Kontroll-) Arm (nach P. Weiss 1925)

Erfolgt das Ausschalten der Nerven erst, wenn die „Organregeneration“ bereits im Gang ist, so tritt nicht nur ein Stillstand der weiteren Bildungsvorgänge, sondern auch ein Involutionsprozeß ein, der sich im Zurückgehen bereits ausgebildeter Differenzierungen äußert (Fig. 365 *B* und *C*). Nach den Beobachtungen von Weiss ist der Nerveneinfluß nicht nur für das Einsetzen, sondern während der ganzen Dauer des Regenerationsprozesses nötig.

Wird nur ein Teil der Nerven in geeigneter Weise ausgeschaltet, so entsteht unter dem Einfluß des noch vorhandenen (gleichviel welchen) Teiles der Nerven ein durchaus richtig ausgebildetes Regenerat, doch hat die teilweise Ausschaltung der Nerven ein Verlangsamen des Regenerationstempos zur Folge. Wenn Schotté bei teil-

weiser Nervendurchtrennung nicht nur eine Verzögerung, sondern sogar eine vollständige Hemmung der Regeneration erhielt, so führt Weiss dies auf die Verschiedenheit der Versuchsanordnung zurück, insofern er selbst, wie erwähnt, den Oberarm, Schotté hingegen den Unterarm in der Nähe der Handwurzel, d. h. in einer Gegend durchschnitt, in welcher die Regenerationsfähigkeit an sich eine geringere ist.

Jedenfalls gelangte Schotté bei seinen ausgedehnten und mannigfach modifizierten Versuchen ebenfalls zu dem Ergebnis der hohen Bedeutung des Nerveneinflusses auf den Vollzug der Regeneration; auch suchte er über die Art dieses Einflusses mehr ins klare zu kommen. Die ausschlaggebende Bedeutung der Spinalganglien wird allerdings durch den Ausfall seiner Versuche für die vordere Extremität nicht bestätigt, denn nach dem Zerstören der Spinalganglien beim Erhaltenbleiben der motorischen Wurzeln trat normale Regeneration ein. Sie unterblieb stets, wenn die Spinalganglien zerstört und der Brachialplexus durchschnitten wurde, dagegen war sie zu ermöglichen, wenn nach Verlauf von einigen Monaten die motorischen Nerven wieder hergestellt waren. Besonderes Gewicht legt Schotté jedoch auf die Bedeutung des Sympathicus für die Regeneration, da nach der Entfernung des Grenzstranges in der betreffenden Region trotz des unberührten Erhaltenbleibens der (motorischen und sensiblen) Rückenmarksnerven die Regeneration des Armstumpfes ausblieb. Weiss hält diese Art der Einwirkung des Nervensystems für wahrscheinlich und schließt sich der darauf bezüglichen Auffassung von Schotté an. Der Anschauung des letztgenannten Autors über die Aufgabe des Nervensystems bei der Regeneration ist auf Grund seiner Versuche im ganzen auch P. de Giorgi (1924). Da es sich hierbei jedoch in der Hauptsache um Übertragung von Regenerationsknospen an andere Körperstellen, also um Transplantationsversuche handelte, so sollen die Ergebnisse erst später besprochen werden.

Eine Beeinflussung der Regeneration durch das Nervensystem auf ganz andersartige Weise ergibt sich aus den von Dürken (1911 bis 1925) an Froschlarven angestellten Versuchen. Die Beeinflussung erfolgt dabei sozusagen auf indirektem Wege. Wird an einer ganz jungen Kaulquappe die Anlage eines Hinterbeines entfernt, so treten nach Dürkens Auffassung im Zentralnervensystem korrelative Entwicklungshemmungen ein, die auf die Zentren der unverletzten

Beine übergreifen und sie in der Entwicklung hemmen. Dies kann auch geschehen, wenn die Beinanlage nicht vollständig entfernt wird und zur verspäteten Regeneration gelangt (Fig. 366). Dann sind bereits die nervösen Zentren dieser Anlage korrelativ gehemmt und infolgedessen wird das Bein höchst unvollkommen regeneriert. Es stellt nur einen kleinen kegelförmigen Zapfen mit kaum erkennbarer Andeutung der Zehen dar. Dazu kann man freilich sagen, daß die unvollständige Ausbildung auf dem durch die Entnahme der Beinanlage verursachten Materialmangel und den damit im Zusammenhang stehenden Ursachen beruht, während das Zurückbleiben der anderen Extremität allerdings auffällig ist und für die von Dürken gegebene Deutung spricht.

Fig. 366. Hinterende einer in der Metamorphose befindlichen älteren Larve von *Rana fusca* in Ventralansicht, mit der kleineren, regenerierten Anlage des linken Hinterbeins und dem grösseren, ebenfalls nur zapfenförmigen, korrelativ gehemmten rechten Hinterbein (nach Dürken)

Infolge der angenommenen korrelativen Hemmung des anderen Hinterbeins weist die in der Metamorphose befindliche Froschlarve nur zwei Zapfen von ungleicher Größe an Stelle der sonst bereits ständig ausgebildeten Hinterbeine auf (Fig. 366), während die gewöhnlich in der Entwicklung zurückstehenden Vorderbeine des betreffenden Tieres bereits weit ausgebildet waren. Wie Dürken angibt, läßt sich durch die mikroskopische Untersuchung tatsächlich eine korrelative Entwicklungshemmung der nervösen Zentren feststellen.

Bei der von Dürken vertretenen Auffassung lag es nahe, die bei den früheren Versuchsreihen erhaltenen mangelhaften Regenerate nicht auf den fehlenden Nerveneinfluß zurückzuführen, wie es Wolff, Walter u. a. taten, sondern sie indirekt aus den Korrelationen zwischen Extremität und Nervensystem zu erklären. Es frägt sich nur, ob der direkte Weg nicht der kürzere und eher zum Ziel führende ist und ob die für die Strukturveränderungen in den Nervenzentren gebrachten Nachweise genügen, um jene Korrelationswirkungen wahrscheinlich zu machen. Es handelt sich dabei selbst bei diesen niederstehenden Wirbeltieren bereits um recht komplizierte Strukturen, in denen die in Frage kommenden Bahnen schwer festzustellen, und an und für sich, wie auch bezüglich etwaiger Abänderungen leicht Mißdeutungen ausgesetzt sind.

Seine Auffassung der korrelativen Entwicklungshemmung bei der Extremitätenregeneration suchte Dürken (1913) durch weitere Versuche zu erweisen, die in ziemlich abweichender Richtung, nämlich durch Ausschalten eines Auges unternommen wurden. Jungen

Froschlarven wurde mittels Thermokauter das schon gut ausgebildete rechte Auge entfernt. Der Sehnerv verfällt daraufhin der Degeneration und im Zusammenhang damit zeigen sich Veränderungen im Zwischenhirn wie auch im Mittelhirn. Bei den operierten Larven ergibt sich ein Zurückbleiben in der Entwicklung oder ihre krüppelhafte Ausbildung (Fig. 367). Diese wird von Dürken korrelativ durch die im Gehirn und Rückenmark eingetretenen Störungen erklärt. Vom Auge setzt sich die korrelative Hemmung auf das Mittelhirn, von ihm auf die spinalen Zentren und von diesen auf die Extremitäten fort. Von dem umgekehrten Weg, der von der Peripherie nach dem Zentrum und von diesem abermals nach der Peripherie verläuft, war schon vorher die Rede. In diesen Abhängigkeiten wäre also eine richtige „Korrelationskette" zu erkennen, die sich als sehr bedeutungsvoll für den Verlauf der Regenerationsvorgänge erweist.

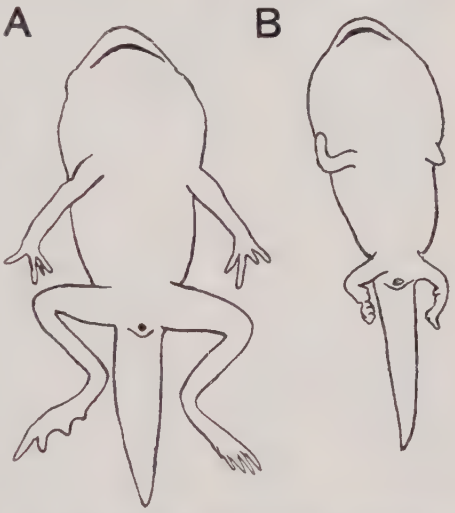


Fig. 367. *Rana fusca* von der Bauchseite. *A* normaler Frosch mit Schwanz, *B* ebenso mit den infolge der Augenoperation verkümmerten Gliedmaßen (nach Dürken)

Ganz neuerdings wurden Dürkens Ergebnisse auf Spemanns Veranlassung von V. Hamburger (1925) nachgeprüft und bis zu einem gewissen Grade bestätigt. Die Entnahme des rechten Auges der Kaulquappen (*Rana fusca* von etwa 12 mm Länge) ergab bei den jungen Fröschen (allerdings nur bei 14 v. H. aller Fälle) Mißbildungen an den Füßen beider Seiten, die sich in mangel- und krüppelhafter Ausbildung zeigten (Fig. 368). Ungefähr das Gleiche gilt für die noch weitergeführten Versuche Hamburgers, bei denen das rechte Mittelhirndach entfernt wurde. Die zuletzt angelegten Zehen erwiesen sich als die am mangelhaftesten ausgebildeten. Dabei ergaben sich gewisse Regelmäßigkeiten, die einer eingehenden Prüfung unterzogen wurden. Auf Grund seiner Untersuchungen spricht sich Hamburger dahin aus, daß durch den Ausfall Dürkens Annahme von der neurogenen Natur der Defekte in hohem Maße wahrscheinlich gemacht wird.

Nicht regelmäßig erfolgt nach der Augenzerstörung die Entwicklungshemmung der Beine, wie auch aus Hamburgers Versuchen hervorgeht. Luther (1916), der sie mit Dürkens Methode, wie auch durch Herausschneiden des Auges an einem großen Material junger Froschlarven ausführte, erhielt stets junge Frösche mit normalen Beinen, so daß er jene Korrelationskette nicht anzuerkennen vermag. Auch A. Andressen (1924) erzielte allerdings an einem weit kleineren Material (gegen mehr als 300 bei Luther nur 32 verwandelten Fröschen) durch die Augenoperation keine Beinmißbildungen. Deshalb steht H. Petersen (1924), der die letzteren Ergebnisse mitteilt, der Dürkenschen Auffassung recht zweifelnd gegenüber, zumal auch deshalb, weil er den Nachweis der Korrelationsbahnen im Zentralnervensystem für ungemein schwierig und für nicht erbracht hält. Einstweilen sind die in den Befunden bestehenden Verschiedenheiten nicht zu klären. Dürken (1925) hält seine Angabeu aufrecht und findet sie durch die vorerwähnten Untersuchungen von Hamburger (1925) im wesentlichen bestätigt.

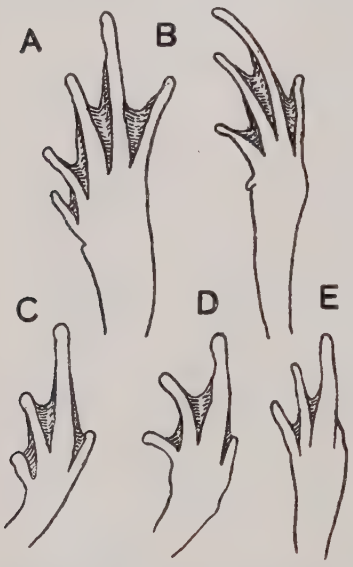


Fig. 368. *Rana fusca*, rechter Hinterfuß von außen; *A* normal, *B—E* teilweise Verkümmerung infolge einseitiger Augen- oder Mittelhirndach-Entnahme (nach V. Hamburger 1925)

Endlich seien noch die von Szüts (1914) an geschlechtsreifen Tritonen ausgeführten und im Sinn einer Beeinflussung der Regeneration durch das Nervensystem gedeuteten Versuche erwähnt, welche die Entfernung der Nasenregion zur Aufgabe hatten. Sie wurden auf zweierlei Weise, nämlich so ausgeführt, daß die Oberkieferspitze vor dem Riechlappen oder aber hinter diesem, also dicht vor den Augen abgeschnitten wurde (Fig. 369). Im ersteren Fall wurde der Oberkiefer in verhältnismäßig kurzer Zeit (in drei Wochen) mit Nase und normalen Nasenöffnungen wieder hergestellt, im anderen Fall jedoch nicht, so daß dann bei den sieben Monate und länger am Leben gehaltenen Molchen der Unterkiefer über den hinter den Augen quer abgestumpften Oberkiefer weit vorragte (Fig. 369). Es war bei diesen Tieren nur eine Wundheilung, aber keine Regeneration eingetreten, was im Sinn des fehlenden Nervenein flusses gedeutet wird, jedoch auch an dem schweren, vielleicht an sich nicht reparablen Eingriff liegen kann. Nach der von Ekman (1923) an den jüngsten Larvenstadien der *Rana fusca* vorgenommenen Entfernung der Nasenanlage wurde das Geruchsorgan neugebildet, wenn auch bei einer großen Zahl der Fälle nur unvoll-

ständig. Das gänzliche Ausbleiben der Regeneration wird auf die Entnahme eines zu großen Gewebsstückes, nicht aber auf den mangelnden Einfluß des Gehirns zurückgeführt, von dem die Nasenregeneration nach dieser Auffassung unabhängig wäre. Guyénot und Vallette (1925) stehen ebenfalls auf diesem Standpunkt, da sie bei ihren an Molchen und Molchlarven ausgeführten Untersuchungen die vordere Nasenregion auch nach Entfernen der Lobi olfactorii regeneriert werden sahen, während die Regeneration bei vollständiger Nasenwegnahme unterblieb.

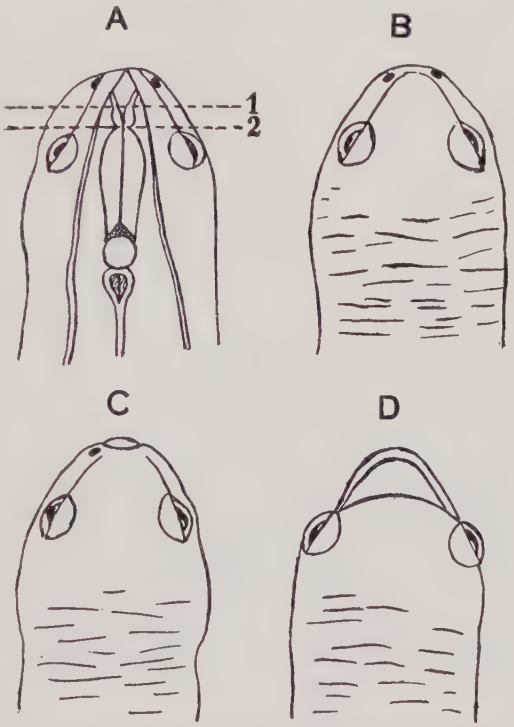


Fig. 369. Triton-Kopf, *A* zur Erklärung der Schnittführung (1 und 2), *B* normaler Kopf, *C* regeneriert nach der ersten (1), *D* nach der zweiten Schnittführung (2) nach A. v. Szüts

Wie bei anderen Versuchsobjekten bleibt es schließlich zweifelhaft, ob und inwieweit der Einfluß des Nervensystems auf die Bildungsvorgänge besteht. Das scheint auch für die von M. R. May (1925) über die Regeneration der Geschmackspapillen an den Barteln des Zwergwelses (*Amiurus nebulosus*) angestellten Versuche zu gelten. Wenn die am Grund der Barteln durchschnittenen Nerven regeneriert und schon weit vorgewachsen sind, werden auch die Geschmackspapillen neu gebildet, jedoch nicht in Berührung mit den Nerven, wie ausdrücklich angegeben wird. Immerhin könnte hier ein Einfluß der ungefähr bis dahin vorgedrungenen Nerven bestehen. Von der Beeinflussung der Neubildung und Erhaltung anderer Sinnesorgane, besonders derjenigen der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien, wie auch der Tastkörperchen im Vogelschnabel war schon vorher die Rede (Kap. 9 S. 283).

B. Die Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration

Den Beziehungen des Nervensystems zur Regeneration und seiner Bedeutung für sie war die vorstehende Behandlung dieser Erscheinungen in einzelnen Abteilungen des Tierreichs gewidmet. Zusammenfassend ist zu den Angaben über die Beeinflussung der Regeneration durch das Nervensystem zu bemerken, daß trotz gegenteiliger sowohl auf recht verschiedenartige wie aufeinander nahestehende Tiere bezüglicher Darstellungen die Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration in bestimmten Fällen klar zutage liegt und zwar sowohl für ihre Einleitung wie für die Fortführung.

Wenn allerdings einer Planarie der Kopf mit dem Gehirn abgeschnitten wird und er bildet sich samt dem oberen Schlundganglion von neuem oder wenn ein kleines Teilstück aus der Körpermitte eines solchen Wurms befähigt ist, die gesamte Organisation mit Nervensystem und Sinnesorganen (Augen) wieder herzustellen, so scheint die Frage der Neubildung der verlorenen Körperteile ohne Anteilnahme des Zentralnervensystems erwiesen und soviel man sieht, kann auch dieses selbst bei einer solchen Gelegenheit neu entstehen. Vorsicht ist aber selbst bei derartigen, anscheinend völlig überzeugenden Fällen geboten, denn die Möglichkeit besteht immerhin, daß die zurückgebliebenen Teile des Nervensystems, im vorliegenden Fall etwa die Seitenstämme selbst regenerativ und zur Ausübung des die Regeneration der übrigen Teile auslösenden Reizes befähigt sind. Zwar soll das nicht behauptet werden, aber die Möglichkeit dazu läßt sich kaum in Abrede stellen.

Nerveneinflüsse können auch da vorhanden sein, wo man sie zunächst nicht vermutet und selbst beim Vorliegen sehr bestimmter Angaben über das Fehlen der Nerven, bzw. der betreffenden Teile des Zentralnervensystems und ihrer Einflußnahme, besteht die Möglichkeit der schwer auszuschaltenden und ebenso schwer nachzuweisenden Innervierung dieses Gebietes. Das könnte z. B. für die Wirbeltiere zutreffen, für welche derartige Angaben vorliegen. Vielleicht sind nicht einmal solche Vorgänge ausgeschlossen wie die anscheinend vom Nervensystem gänzlich unabhängige Fühler- und Augenregeneration der Gastropoden.

In manchen Fällen wie bei der Kopfregeneration der Lumbriciden liegt die Beteiligung des Zentralnervensystems oder das Ausbleiben der Regeneration bei seinem Fehlen besonders klar zutage.

Dasselbe gilt für die Armregeneration bei den Schlangensternen und mit gewissen Modifikationen auch für den Augenersatz bei den höheren Krebsen. Desgleichen erwies sich die Anwesenheit der Nerven sowohl für die Einleitung wie für die Weiterführung der Regeneration der Amphibien-Extremitäten als notwendig, denn beim Durchtrennen bestimmter Nerven unterblieb sie, oder wurde nicht fortgeführt, wenn der Eingriff nach schon begonnener Regeneration erfolgte.

Bei der Regeneration der Amphibien-Extremitäten wurde sogar an das Vorhandensein besonderer Fasern in den Nerven gedacht, welche ähnlich den motorischen Nerven die zur Neubildung Anlaß gebenden Reize von den Spinalganglien nach der Peripherie zu leiten hätten (G. Wolff). Beim Durchschneiden der Nerven gehen diese Fasern nicht nur distalwärts verloren, sondern degenerieren auch proximal bis zum Zentralorgan, so daß weder von ihrer Regeneration, noch auch von dem Ausüben eines Bildungsreizes seitens dieser formativen Fibrillen mehr die Rede sein kann. Anders hat sich Dürken das Ausbleiben der Regeneration oder die Entstehung der Kümmerbildungen gedacht. Nach ihm sind es Korrelationen zwischen den peripheren und Zentralorganen, welche nach Verlust der ersteren Veränderungen im Zentrum hervorrufen und dadurch wieder solche an der Peripherie veranlassen. Näheres über diese Auffassung mußte schon vorher mitgeteilt werden (S. 613ff.).

Wenn der Nerveneinfluß bei der Regeneration wirksam ist und wie schon mehrfach erwähnt, wird man sich dem Eindruck nicht entziehen können, daß sich das so verhält, dann frägt es sich weiter, welcher Art dieser Einfluß ist. Kommt er nur für die Einleitung der Regeneration oder auch bei ihrem weiteren Verlauf in Frage und ist er auf diesen von determinierender Wirkung. Daß Nerveneinfluß sowohl für das Eintreten, wie für die Fortführung der Regeneration von Bedeutung sein kann, wurde bereits vorher festgestellt. Aus gewissen Versuchen, wie aus denen von Herbst über die Augen- und Antennenregeneration bei den Krebsen oder aus denjenigen von Wolff über die spätere Ausbildung der regenerierenden Amphibienextremitäten ließ sich sogar eine formative Einflußnahme des Nervensystems auf die betreffenden Bildungsvorgänge entnehmen. Doch ist man im ganzen wenig geneigt, eine solche für wahrscheinlich zu halten. P. Weiss (1925) spricht sich auf Grund seiner Beobachtungen über die Regeneration der *Triton*-Gliedmaßen

sogar recht entschieden dagegen aus. Im Sinn von Wolff, wonach bestimmte Nervenfasern einen ganz bestimmten Einfluß auf den Vollzug der Regeneration ausüben und ihre Vernichtung den Ausfall der betreffenden Formbildung zur Folge hätte, prüfte er den Regenerationsverlauf gerade nach dieser Richtung, kam aber dabei zu dem entgegengesetzten Ergebnis.

Aus der schon vorher (S. 607 ff.) erwähnten Tatsache der Ausbildung eines völlig normalen Regenerats auch beim Fehlen eines Teiles der Nerven, wird auf deren nicht determinierenden Charakter im einzelnen geschlossen. Vielmehr scheint es für die Qualität der Regeneration gleichgiltig zu sein, welche Nerven erhalten bleiben, wenn nur überhaupt welche vorhanden sind. Danach soll eine „weitgehende Unabhängigkeit der Formqualität des Regenerats von Menge, Art und Verteilung der Nervenversorgung" bestehen. Diese Annahme wird verstärkt durch das (später noch zu behandelnde) Verhalten der auf dem Wege der Transplantation vertauschten Arm- und Beinknospen, deren weitere Entwicklung am fremden Ort und mit fremder Innervation keinerlei Abweichung von dem gewöhnlichen Verlauf zeigt (P. Weiss).

Das Ausbleiben der Regeneration bei dem fehlenden Nerveneinfluß legt den Vergleich mit der bekannten Atrophie nahe, wie sie an Körperteilen und Organen beim Ausschalten der Nerven beobachtet wird. Aus den Veränderungen der Gewebe bei der Atrophie kann auf eine „trophische Wirkung" der Nerven geschlossen werden. Inwiefern eine solche auch für die hier behandelten Regenerationsvorgänge in Frage kommt, läßt sich einstweilen nicht entscheiden und nicht viel besser steht es mit dem Gestaltungstonus, von dem in Verbindung damit die Rede ist (Weiss 1925). Darunter wird ein „andauernder unspezifischer Erregungszustand" verstanden, welcher auf der Nervenwirkung beruht und für das Zustandekommen der Formbildung erforderlich ist. Solange der „Erregungszustand" andauert, wird diese fortgesetzt; mit dem Unterbrechen der Nervenwirkung erlischt der Tonus und mit ihm unterbleibt jede weitere Formbildung. Man sieht, daß es sich dabei um bloße Annahmen handelt, die möglicherweise für die Betrachtungsweise und weitere Behandlung der Regenerationsprobleme noch fruchtbar werden können.

23. Kapitel

Regeneration und Reizwirkung

1. Formativer und funktioneller Reiz

Einen Reiz für den regenerierenden Organismus bedeutet es, wenn an ihm eine Wunde hervorgerufen wird und dabei ein geringerer oder auch größerer Teil des Körpers in Verlust gerät. Das Fehlen dieser Teile wie auch der Wundreiz selbst übt einen gewissen Einfluß zunächst auf die angrenzenden Partien wie unter Umständen auch auf den ganzen Körper aus. Davon soll bei Behandlung der die Regeneration auslösenden Ursachen noch die Rede sein, desgleichen davon, wie die Art der Verletzung auf die Gestaltung des Regenerats von Einfluß ist, also eine formative Wirkung ausübt (Kap. 24 S. 638).

Von einem formativen Reiz kann man bei der Regeneration ebenso wie bei der Entwicklung sprechen, insofern ein früherer einen späteren Bildungsvorgang zur Folge hat und jener die Ursache von diesem ist. In der pathologischen Anatomie hat man sich im Hinblick auf die Entstehung der krankhaften Neubildungen und besonders der umfangreichen Gewebswucherungen bei Tumoren, Karzinomen usw. nicht nur seit Virchow und Cohnheim, sondern schon vor ihnen mit dem Begriff des formativen Reizes oder doch mit solchen Auffassungen beschäftigt, die wir jetzt darunter verstehen (F. Marchand 1922 und 1924). Der Ausfall von Teilen spielte dabei als auslösender Faktor ebenfalls eine wichtige Rolle. Danach wird die Gewebswucherung nicht durch eine „direkte Reizung" sondern dadurch hervorgerufen, daß „durch eine vorausgegangene Schädigung zunächst ein Defekt entsteht, der durch Verminderung oder Fortfall eines normalen Gewebswiderstandes die den Zellen ursprünglich eigentümliche Wachstums- und Wucherungsfähigkeit auslöst (Marchand 1922). Der Wegfall des Gewebswiderstandes braucht dabei nicht nur mechanischer Natur zu sein, sondern er kann auf anderen Ursachen, mangelnder Ernährung oder sonstigen Stoffwechselvorgängen beruhen, durch welche die Zellen und Zellen-

komplexe Schädigungen und Zerstörungen verschiedener Art erlitten. Inwieweit es sich dabei um regenerative Gewebsbildungen oder um weit darüber hinausgehende Gewebswucherungen, also um Superregeneration in dem früher (Kap. 15 S. 413 ff.) besprochenen Sinn handelt, kann hier unberücksichtigt bleiben.

Der bei den normalen Regenerationsvorgängen wirksame „formative Reiz" ist schwer zu fassen. So haben ihn wie die pathologischen Anatomen auch die Entwicklungsphysiologen wenn nicht völlig abgelehnt, so doch mit großem Mißtrauen betrachtet. Wenn man will, kann man schließlich eine derartige Reizwirkung ungefähr für alle aufeinander folgenden Bildungsvorgänge annehmen. In Übereinstimmung mit der alten Virchowschen Lehre legt A. Bier (1921) dem formativen Reiz neuerdings wieder ein großes Gewicht bei, indem er ausspricht, daß „dieser Reiz das Wachstum meistert und es in ganz bestimmte Formen zwingt." Wie andere Forscher wurde er zu dieser Annahme durch bestimmte Beobachtungen geführt und zwar war es bei ihm die Knochenregeneration, die er seinen Anschauungen zugrunde legte. Auch beim Säugetier und beim Menschen, bei denen es mit der echten Regeneration schlecht bestellt ist und die statt dessen zu einem Flickwerk, der Narbenbildung neigen, zeigt der Knochen wahre Regeneration (Kap. 9 S. 249 ff.). Wenn z. B. ein am Schienbein entstandener Defekt (Fig. 157 und 158 S. 251) in so vollkommener Weise wiederhergestellt wird, daß der Knochen von dem unverletzten kaum zu unterscheiden ist, so wäre diese gestaltliche, später auch strukturelle Herstellung auf einen von der Markhöhle ausgehenden Reiz zurückzuführen, der die Regeneration einleitet und zu dem befriedigenden Ergebnis der völligen Ausgestaltung führt. Inwieweit dieser Reiz auch weiterhin wirkt und auf die zunächst noch mangelnde, im Lauf der Zeit zunehmende strukturelle Übereinstimmung Einfluß hat oder ob diese erst infolge des Gebrauchs eintritt, also nicht mehr auf dem „formativen Reiz", sondern auf der Wirkung des „funktionellen Reizes" beruht, muß einstweilen unentschieden bleiben. Wer dieser Anschauung huldigt, wird geneigt sein, den einen Reiz so lange wirken zu lassen, bis er von dem anderen abgelöst wird, doch ist kaum etwas gegen die Annahme einzuwenden, daß die beiden Reizwirkungen gleichzeitig vorhanden sind und demnach ineinander greifen.

Es liegt in der Natur der Sache, daß funktionelle Reize im ganzen erst später in Wirksamkeit treten und dadurch leichter er-

kennbar sind. Die bekanntesten Beispiele dafür sind solche Körperteile und besonders Körperanhänge, die infolge der Art der Verwundung zunächst in unrichtiger Stellung angelegt wurden, um dann allmählich in die richtige Lage übergeführt zu werden. Insofern dies unter dem Einfluß des Gebrauchs geschieht, kann von einem funktionellen Reiz gesprochen werden. Derartige Vorgänge ließen sich bei recht verschiedenartigen Tieren beobachten und mußten als Regulationen schon vorher behandelt werden (Kap. 11 S. 336ff.). Besonders klar treten sie bei dem als funktionelle Orthopädie bezeichneten nachträglichen Geraderichten der in schräger Lage regenerierten Gliedmaßen, Flossen und Schwänzen der Gliedertiere und Wirbeltiere hervor. Der Einfluß, welchen der Gebrauch auf die Ausgestaltung der Neubildungen, sowie auf den sonstigen Verlauf der Regeneration ausübt, konnte durch besondere Versuchsanordnung erwiesen werden (Barfurth, Harms S. 339).

Fig. 370. Durch Spalten von vorn und Abtrennen des Schwanzes hergestelltes doppelköpfiges Tier von *Polycelis nigra;* in der Mitte die beiden Rüssel, an den Seiten die zahlreichen Augen (nach E. Keil)

Eine ungemein charakteristische Form nehmen diese Vorgänge bei den durch Spalten des Vorderendes gewonnenen Doppeltieren der Planarien an (Fig. 270 *A—D* S. 444). Das Bestreben, den dabei entstandenen neuen, wie auch den alten Schwanz in einen organischen Zusammenhang mit den beiden Köpfen zu bringen, bewirkt unter dem fortwährenden Einfluß der Funktion bei den in andauernder Bewegung befindlichen Tieren ein Verschieben und Geraderichten der Körperteile in der vorher besprochenen Weise, wodurch schließlich die Trennung der allmählich einheitlich gewordenen Teilhälften herbeigeführt wird (Kap. 15 S. 445).

Die Vermutung lag nahe, daß auf diesem Wege unter dem Einfluß des überwiegenden Körperteils und der Funktion an Stelle des einen abgetrennten Kopfes ein heteromorpher Schwanz und damit ein einheitliches Individuum erzielt werden könne, wie dies als heteromorphe Kopfbildung durch Aufpfropfen eines inversen Stückes am Vorderende eines Regenwurms zu ermöglichen ist (vgl. 2. Bd. Transplantation). Der Versuch wurde von E. Keil (1924) durch Abtrennen des Schwanzes an einer (infolge eines von vorn her tief geführten Längsschnittes) doppelköpfigen Planarie ausgeführt. Nach Verheilen der Wunde ergab sich dadurch ein stabförmiges Gebilde mit je einem Kopf an beiden Enden (Fig. 370). Die Erwartung, daß nach Entfernen eines der beiden Köpfe ein Schwanz zur Ausbildung kommen würde, bestätigte sich freilich nicht, sondern der alsbald auftretende Regenerationskegel lieferte stets einen neuen Kopf, wie er

im umgekehrten Fall von „Doppelschwanzstabtieren“ nach Abtrennen des einen Schwanzes wieder zum Schwanz und nicht etwa zu einem Kopf wird.

Bei den hier in Frage kommenden funktionellen Reizen ist die Bewegung die Ursache, sie sind also mechanischer Natur. Auf derartige, im engen Zusammenhang mit der Bewegung stehende mechanische Faktoren der Formregulation hat Child (1903—1906) bei seinen ausgedehnten Untersuchungen an Turbellarien (*Cestoplana*,

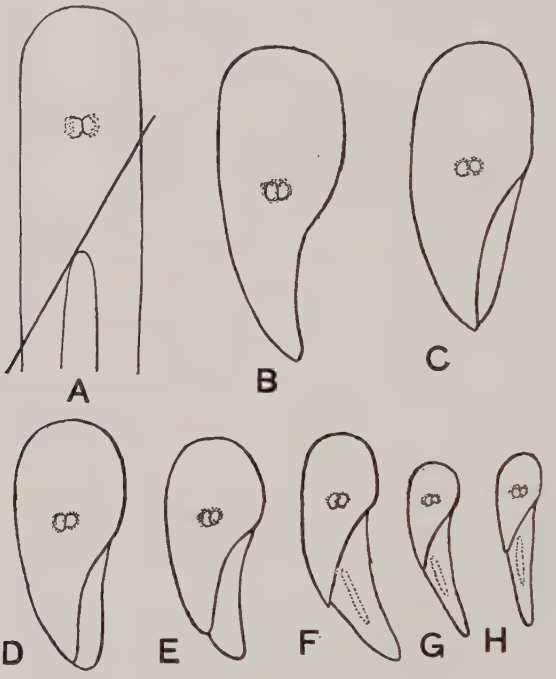


Fig. 371. *Leptoplana tremellaris*, das schräg abgeschnittene Kopfende (*A*) in Reparation und Regulation, *B*—*F* Bildung des infolge der schrägen Schnittfläche schräg gerichteten Regenerationskegels bzw. Hinterendes, *G* und *H* dessen allmähliche Geradestreckung (nach C. M. Child)

Leptoplana, *Stenostomum*) das größte Gewicht gelegt. Nach ihm hängt die Ausbildung der Gewebe und damit der Organe und ganzer Körperteile von den Zug- und Druckwirkungen ab, wie sie sich bei der Ortsbewegung auf die in Ausbildung begriffenen Körperpartien geltend machen. Die zu beobachtenden Teilstücke werden so gewählt, daß die in ihrer Längen- und Breitenausdehnung sich vollziehenden Änderungen im Hinblick auf die funktionelle Beeinflussung am leichtesten zu beurteilen sind. Das gleiche gilt für die an den regenerierenden Teilstücken erfolgende Lagenverschiebung, Um-

bildung und Neubildung einzelner Organe und sonstiger Körperteile, etwa des daraufhin leicht zu prüfenden Pharynx, der Augen, sowie der Ausgestaltung des Kopf- und Schwanzendes. Dabei kommt das Verhältnis der neugebildeten zu den alten Teilen in Betracht, denn auch die letzteren werden davon beeinflußt, wie schon aus der früheren Darstellung der Regulationsvorgänge bekannt ist (Kap. 11 und 12 S. 344 ff.).

Den früher behandelten Erscheinungen dieser Art sei hier nur noch einer der von Child beschriebenen Fälle angefügt. Einer *Leptoplana* wird durch einen schrägen Schnitt das Kopfende abgetrennt (Fig. 371 *A*), worauf eine Krümmung der unverletzten Seite, sowie die Bildung des Wundgewebes und des Regenerationskegels eintritt (Fig. 371 *B*—*D*). Letzterer nimmt infolge der schrägen Wundfläche eine schiefe Richtung an (Fig. 371 *E* und *F*) und ragt schließlich beinahe im rechten Winkel nach der Seite, was bei anderen derartigen Teilstücken noch weit deutlicher hervortrat. Das an Umfang beträchtlich abnehmende Stück befindet sich in Bewegung nach vorn und auf die damit verbundene Reizwirkung wird die nun beginnende und sich weiter fortsetzende Geradestreckung des Hinterendes zurückgeführt (Fig. 371 *G* und *H*). Bei anderen von Child angestellten Versuchen erwies sich die erzielte und durch die mechanische Reizwirkung zu erklärende Regulation als noch auffälliger; sie erstreckt sich auch auf das Körperinnere und gibt sich durch die Verlagerung der Organe zu erkennen. Alle diese Formveränderungen sind nach Childs Auffassung die Folge von Änderungen der mechanischen Bedingungen, die mit den Bewegungen des Tieres und also mit dem Gebrauch der Organe in Verbindung stehen.

Inwieweit bei allen diesen, besonders bei den als funktionelle Orthopädie bezeichneten Vorgängen der Nerveneinfluß in Frage kommt und welche Rolle überhaupt das Nervensystem dabei spielt, soll hier nicht untersucht werden, da die Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration bereits im vorhergehenden Kapitel eingehend zu behandeln war.

2. Andere für die Regeneration in Betracht kommende Reize

Von dem formativen wurden wir ganz direkt zu dem funktionellen Reiz hinüber geleitet, bei dem unzweifelhaft mechanische Faktoren in Frage kommen. Das ist vermutlich auch bei den Formveränderungen von Zellen der Fall, welche sie bei gewissen Regene-

rationsvorgängen erleiden. Wenn hohe Epithelzellen am Rand einer an der Körperoberfläche gelegenen Wunde eine unter Umständen sehr beträchtliche Abplattung erfahren (Abb. 151—156 S. 233ff.), so kann dabei ebensowohl ein formativer wie auch ein funktioneller Reiz wirksam sein, d. h. es können mechanische Ursachen in Frage kommen, etwa Druckwirkungen bei Berührung mit irgendwelchen Gegenständen oder mit anderen Körperteilen. Den mechanischen lassen sich chemische Reizwirkungen entgegenstellen, die ebenso wie die ersteren mit Reizen anderer Art in Verbindung stehen und gemeinsam mit ihnen wirksam sein können. Es ist dabei an Reizwirkungen zu denken, welche mit dem Zustand der Ernährung, des Stoffwechsels, der Fortpflanzung, sowie mit der Einwirkung der Temperatur, des Lichtes, der Umgebung usw. im Zusammenhang stehen. Von ihnen und anderen noch in Frage kommenden Reizwirkungen soll jedoch hier nicht die Rede sein, da von den einzelnen „Faktoren der Regeneration" in den beiden nächsten Kapiteln zu handeln sein wird. Dagegen ist hier noch der durch chemische Reizwirkung angeregten und beförderten Zellenvermehrung, sowie des dadurch verursachten Wachstums einzelner Körperpartien zu gedenken.

Die Anreizung zur Neubildung von Zellen und damit verbundenen enormen Gewebswucherungen nach Einbringen chemischer Stoffe ist durch mancherlei Versuche erwiesen und wird überdies bei gewissen krankhaften Wucherungen (Krebserkrankungen bestimmter Berufe) für wahrscheinlich gehalten. Mehr auf chemische als mechanische Reizwirkung werden die als Gallen bezeichneten Gewebswucherungen der Pflanzen zurückgeführt. Mit dem Stich des Insekts gelangt ein Sekret in die Wunde, welches möglicherweise anreizend auf die Zellen wirkt, mit denen es in Berührung kommt; jedenfalls tritt eine Wucherung der betreffenden Pflanzenteile (Knospen an Sprossen und Wurzeln), zuweilen in großem Ausmaß ein, wodurch die bekannten Gallenbildungen von sehr verschiedener Beschaffenheit entstehen. Außer Gallwespen, Gallmücken, Blattläusen und anderen Insekten kommen für die Gallenbildung Gallmilben, Nematoden und noch andere Tiere in Betracht, durch deren Angriffe die betreffenden Pflanzenteile zu mehr oder weniger umfangreichen Gewebswucherungen veranlaßt werden. Inwieweit die letzteren tatsächlich auf der direkten Wirkung der von diesen Tieren abgeschiedenen Sekrete oder auf Zerstörung von Gewebsteilen durch Fraß, also auf mechanischer Wirkung beruhen, wird schwer zu entscheiden sein.

Im letzteren Fall erfolgt mit oder ohne Sekretwirkung eine Vernichtung von Zellen und infolgedessen eine Neubildung von Zellenmaterial, also eine Regeneration, die jedoch weit über den Ersatz des Verlorenen hinausgeht. Deshalb ist sie als Superregeneration anzusehen, die zu starker Überproduktion von Material und zu Mißbildungen führt. Aber selbst bei alleiniger Einwirkung chemischer Substanzen, also bei einem rein chemischen Reiz, der auf den pflanzlichen sowohl wie auf den tierischen Körper wirkt, kann es sich zunächst um eine chemische oder eigentlich toxische Wirkung der betreffenden Stoffe handeln, indem diese die Zellen, mit denen sie in Berührung kommen, schädigen oder töten, dann aber tritt in dem Bestreben, diesen Verlust zu ersetzen, also nur indirekt, auf den chemischen Reiz eine regenerative Zellvermehrung ein, die nicht eindämmbar ist und zu dem enormen Umfang der Geschwülste führt.

Die zu den Gewebswucherungen Veranlassung gebenden Reize haben nicht nur die ungewöhnliche Vermehrung des Zellenmaterials zur Folge, sondern in diesem treten ganz abweichende Zellformen auf, wie sie sonst nicht gefunden werden, es sei nur an die eigenartigen Strukturen der Krebsgeschwülste erinnert oder an die vielkernigen Riesenzellen, wie sie sowohl in tierischen wie pflanzlichen Gewebswucherungen (Gallen) vorkommen. Wenn man geneigt ist, derartige Gebilde auf chemische Reizwirkung zurückzuführen, so gibt es im Hinblick auf die obigen Ausführungen zu denken, daß solche Strukturen (vielkernige Riesenzellen) auch durch bloße Fremdkörperwirkung zustande kommen, bei der keinesfalls von einem chemischen, sondern nur von einem mechanischen Reiz die Rede sein kann (Marchand 1922, M. Borst 1925, E. Küster 1925). Die Reizwirkungen selbst wie ihre früheren und späteren Folgen im Hinblick auf die mit ihnen im Zusammenhang stehenden Zellwucherungen und Gewebsumbildungen sind noch sehr der Aufklärung bedürftig.

3. Beschleunigter Verlauf der Regeneration bei Anwendung von Stimulationsmitteln

Versuche, auf den Verlauf der Regeneration und des Wachstums beschleunigend einzuwirken, sind mit recht verschiedenartigen Mitteln (anorganischen und organischen Verbindungen, innersekretorischen Substanzen usw.) an ganz verschiedenen Tieren (Coelenteraten, Würmern, Arthropoden, Wirbeltieren u. a.) ausgeführt worden. Die bei der künstlichen Parthenogenesis wirksamen Substanzen wie KCl, $MgCl_2$, $CaCl_2$ und ähnliche erwiesen sich auch als wachstumsbefördernd; ähnliche Wirkung hatten inkretorische Substanzen, obwohl sie wie der Alkohol auch hemmend wirken können (J. Löb 1904, Stockard 1910, Hanko 1912). Soweit diese Erscheinungen

hier behandelt werden können, wird später noch darauf zurückzukommen sein (Kap. 23 S. 630ff. und Kap. 24 S. 676ff.).

Als eine direkte Wirkung chemisch-physikalischer Reize erscheinen die bekannten Wachstumsförderungen, wie sie durch Anwendung von verschiedenen Salzlösungen bei den Getreide- und anderen Pflanzen erzielt wurden. Diese Stimulationsmittel ließen sich mit ähnlichem Erfolg auch auf regenerierende Tiere anwenden (Popoff 1924 und 1925). Schwanzstücke von Planarien wurden mit verschiedenen Salzlösungen ($MgCl_2$, KJ, KJ und Glyzerin, KJ und Tannin, Glyzerinphosphorsäure und anderen Mitteln) behandelt. Dies geschah so, daß sie je nachdem auf kürzere oder etwas längere Zeit (2, 3, 5, 10 bis 20 Minuten) in eine stärkere oder schwächere Lösung getaucht, danach abgewaschen und in einem geeigneten Versuchsglas weiter beobachtet wurden. Gegenüber den nicht behandelten Kontrolltieren ergab sich dabei eine recht erhebliche Beschleunigung im Verlauf der Regeneration, wovon hier nur einige Beispiele angeführt seien, so ein etwa eine Stunde nach der Operation 5 Min. in 15 % $MgCl_2$ getauchtes Schwanzstück von *Planaria gonocephala* 10 Tage nach der Operation (Fig. 372 *A*). Der Kopfteil mit den Augen ist bereits ziemlich ausgebildet, während er bei dem Kontrollstück nur als breiter Regenerationskegel mit den erst angedeuteten Augen erscheint (Fig. 372 *A*).

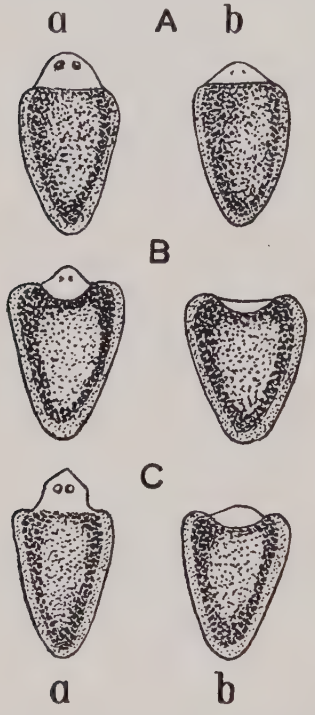


Fig. 372. *Planaria gonocephala*, Schwanzstücke mit Kopfregenerat, *a* behandelt, *b* nicht behandelt *A* $MgCl_2$ 15 % 5 Min., *B* und *C* Tannin + KJ 10 Min., *B* nach 4, *C* nach 7 Tagen (nach Popoff und Petkoff 1924)

Bei einem Versuch mit Tannin 0,25 % + KJ 1 %, Einwirkungsdauer 10 Minuten, war der Unterschied zwischen dem behandelten und Kontrolltier nach 4 und 7 Tagen der durch die Abbildungen 306 *B* und *C* dargestellte. In der angegebenen Zeit hat sich der Kopf bereits in seiner charakteristischen Gestalt mit völlig entwickelten Augen ausgebildet, während das Kontrolltier noch sehr zurück und erst mit einem flachen Regenerationskegel ausgestattet ist (Fig. 372 *C*).

Bei dem grünen Süßwasserpolypen wurde auf entsprechende Weise und mit ähnlichen Mitteln an Fußstücken die Neubildung der Tentakel verfolgt (Popoff und Dimitrowa 1925), wobei sich ergab, daß bei den günstigen Einwirkungszeiten ($MgCl_2$ 15 % und KJ 0,25 % 3 Min., Tannin 1 % 3 Min., Kal. arsenicum 5 Min.) zahlreichere und längere Tentakel gebildet wurden als bei den unbehandelt gebliebenen Teilstücken.

Es ist bekannt, daß Popoff seine Methoden in weitem Umfang auf wachsende und in Entwicklung befindliche Pflanzen ebenso wie auf Tiere angewendet hat und sie weiter auf Zellen und Gewebe erstreckte. Bei erwachsenen höheren Tieren, so bei Säugetieren, wie auch beim Menschen soll die Stimulation eine Belebung atonischer Gewebe hervorbringen, die sich in einer rascher fortschreitenden Epithelbildung und Wundabschließung äußert.

Nach den von F. Bilski (1926) am regenerierenden Froschlarvenschwanz angestellten Versuchen bewirkt leichte Alkoholvergiftung bei jungen Larven eine Zunahme des Wachstums sowohl am Stumpf des Schwanzes wie am Regenerat. Dies wird darauf zurückgeführt, daß Regeneration und Wachstum von dem Quellungszustand der Zellkolloide abhängig sind und Alkohol in kleinen Dosen quellungsfördernd, daher auch regenerationsfördernd wirkt. Mit zunehmender Entwicklung tritt jedoch an Stelle der Förderung eine Hemmung des Wachstums ein, wie auch stärkere Dosen die Regeneration hemmen, weil sie entquellend wirken.

Die beschleunigende Wirkung von Salzlösungen, mit denen die Tiere in Berührung gebracht werden, läßt sich noch auf andere Weise erklären, nämlich so, daß die durch Beifügen der Salzlösung hervorgerufene Verminderung der Oberflächenspannung des umgebenden Mediums auslösend und fördernd auf die Zellteilungsvorgänge wirkt (E. Bauer 1924). Daraus ergibt sich eine Förderung der Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge, wie auch eine solche der Regeneration. Die Versuche wurden von E. Vejnarova (1924) mit *Triton taeniatus* angestellt, bei denen sich die Schwanzregeneration beschleunigt zeigte, wenn sie in Wasser eingesetzt wurden, dem eine geringe Menge von Natrium taurochloricum, Natrium glycochloricum, Chinium sulfuricum beigefügt war. Von andersartigen Wirkungen verschiedener Salzlösungen wird im nächsten Abschnitt die Rede sein.

Daß Arsenik und Phosphorverbindungen sowohl bei niederen wie bei höheren Tieren eine anregende Wirkung auf das Wachstum ausüben, ist eine seit langer Zeit bekannte Tatsache. Bei den Wirbeltieren wirken sie besonders günstig auf das Knochenwachs-

tum ein, wie durch fortgesetzte Fütterungsversuche zumal an Säugetieren festgestellt wurde.

Der Anreiz zum Wachstum einzelner Körperteile kann noch auf andere Weise erzielt werden, z. B. an den sich entwickelnden Gliedmaßen der Froschlarven durch kleine örtliche Verbrennungen mittelst der heißen Platinnadel. Ein schwacher Eingriff regt nach A. Weber (1925) das Wachstum an und führt zur Verlängerung der Extremität, während das Wachstum bei stärkeren Eingriffen nicht wesentlich beeinflußt und mit zunehmender Reizwirkung verhindert wird, indem Defekt- und andere Mißbildungen auftreten.

4. Reizwirkung und Reizempfänglichkeit in verschiedenen Körperregionen und Zuständen

Schon mehrfach war der Erscheinung zu gedenken, daß die Regenerationsfähigkeit in den einzelnen Körperpartien verschiedene Stärke zeigt und je nachdem in bestimmter Richtung ab- oder zunimmt, weshalb in dieser Beziehung wie überhaupt wegen der graduellen Bildungsverschiedenheit der Körperregionen von einem „Differenzierungsgefälle“ gesprochen wurde (Kap. 21 S. 564 und 570). Damit vergleichbar ist die ebenfalls in den einzelnen Körperpartien verschiedene Stärke der Reizwirkung und Reizempfindlichkeit, wie sie unter der Führung von C. M. Child (1911—1925) durch Anwendung mannigfacher, fein ausgearbeiteter Methoden besonders von den amerikanischen Biologen bei einer ganzen Reihe von Tierarten geprüft wurde. Dies geschah auf verschiedene Weise, z. B. durch Einsetzen der Tiere in Farblösungen, welche als Farbstoff-Indikatoren die an der Oberfläche des Körpers ablaufenden (Oxydations- oder Reduktions-) Vorgänge anzeigen. In ähnlicher Weise wurde die Wirkung von Giften auf die Tiere geprüft und ihre Empfänglichkeit dafür in den verschiedenen Regionen festgestellt; desgleichen wurde die Einwirkung intensiver Bestrahlung oder des elektrischen Stromes angewandt. Insofern das Verhalten der einzelnen Körpergegenden diesen Reizwirkungen gegenüber unter dem Einfluß der Stoffwechselvorgänge steht, sprach Child von „metabolic gradients“ und von „axial gradients“, insofern sich die Reaktion in dem Verlauf der Achsen, etwa der Hauptachse abstufen. Das letztere Verhalten wirft außerdem ein neues Licht auf die Symmetrieverhältnisse am Körper und auf dessen Polarität.

Als besonders günstige Objekte für diese Untersuchungen erwiesen sich die Planarien und sie wurden deshalb von Child und seinen

Mitarbeitern mit Vorliebe dazu benutzt. Zur Verwendung gelangten schwache Lösungen von Alkohol, Äther und anderen narkotischen Mitteln, sowie Alkalien und Säuren, in welche die Versuchstiere gebracht und bis zum Eintritt der entsprechenden Reaktion belassen wurden, wobei es notwendig ist, die richtige Konzentration der Lösung ausfindig zu machen, um zu frühes Absterben zu verhindern und den Versuch in die rechte Bahn zu leiten. Absichtlich werden die Reagentien je nach der beabsichtigten Wirkung in verschiedenen Konzentrationen angewendet, z. B. Cyankalium, das sich sehr gut eignet und Alkohol, in stärkerer (KCN 0,001 m, Alkohol 4%) und schwächerer Dosierung (KCN 0,00002 m, Alkohol 1%) zum Erzielen einer direkten oder mehr indirekten Einwirkung (direkte und indirekte Methode von Child). Wie gesagt, ergibt sich bei diesen Versuchen eine verschiedene Empfindlichkeit gegen die Einwirkung der Reagentien in den einzelnen Körperregionen, denn diejenigen von höherer stoffbildender Kraft (rate of metabolism) werden eher geschädigt als die Regionen, in denen die „Rate des Metabolismus" eine geringere ist.

Auf den besonderen Fall der Planarien angewendet, ergiebt sich eine Zu- bzw. Abnahme des Reaktionsbetrages in gewissen Zeiten, also der Empfänglichkeit gegen die Giftwirkung in bestimmter Richtung und zwar mit großer Sicherheit festzustellen, in der Richtung der Längsachse. Dies gibt sich daran zu erkennen, daß beim Aufenthalt in der stärkeren Lösung (von KCN usw.), der im besten Fall nur wenige Stunden währt, der Verfall am Vorderende beginnt und nach hinten fortschreitet. Damit ist ein ähnliches Differenzierungsgefälle gegeben, wie wir es vorher in morphologisch-entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht kennen lernten (S. 567 ff.).

Axialgradienten bestehen aber nicht nur in der Längsrichtung des Körpers, sondern auch in der Querrichtung, indem der Verfall unter dem Einwirken der Reagentien (bei höherer Konzentration) früher an den Seitenrändern als an den mittleren Partien des Planarien-Körpers vor sich geht. Ebenso kann eine Verschiedenheit zwischen der Rücken- und Bauchfläche bestehen, indem die Empfänglichkeit für die Reagentienwirkung auf der dorsalen größer als auf der ventralen Seite ist. Inwiefern freilich für dieses Verhalten gerade nur der „Metabolismus" der betreffenden Körperteile maßgebend ist und nicht auch die durch ihre Struktur bedingte größere oder geringere Widerstandsfähigkeit eine Rolle spielt, ist eine gewiß nicht leicht zu entscheidende Frage. Andere die Beurteilung

erschwerende Momente, wie Größe und Umfang der Individuen, ihre allgemeine Widerstandsfähigkeit, der Ernährungs- und Fortpflanzungszustand, ihr Alter usw. kommen hinzu. Natürlich betrifft das nicht nur die Planarien, sondern und noch mehr vielleicht die Tiere von höherer Organisation, wie auch die koloniebildenden Tiere, welche zu derartigen Versuchen benutzt wurden. In dieser und anderer Beziehung ist jedenfalls große Vorsicht in der Beurteilung der Versuchsergebnisse geboten.

Child selbst legt seinen Feststellungen ein großes Gewicht bei und ist der Meinung, daß durch diese physiologischen Faktoren die Ausgestaltung des Körpers mit bestimmt wird. Er ist geneigt, anzunehmen, daß „bei den Organismen im allgemeinen morphologische Achsen als Abstufungen von dem Reaktionsbetrag in einem spezifischen Reaktionssystem nach bestimmten Richtungen entstehen können." Infolge der Reaktionsabstufung „muß das Gebiet des höchsten Reaktionsbetrages durch seine dynamische Tätigkeit andere Gebiete der dynamischen Achse mehr oder weniger vollständig beherrschen, d. h. es bestimmt den Ursprung sowie das Bestehen einer Reaktionsabstufung, welche dann die Grundlage der Lokalisierung und Differenzierung in der Richtung der Achse wird. . . . Wenn Abstufungen nach verschiedenen Richtungen vorhanden sind, so bestimmt jede persistierende Abstufung eine Achsenrichtung. Mit Vermehrung der Abstufungen nach verschiedenen Richtungen vermehren sich die Möglichkeiten der Lokalisation, der strukturellen Differenzierung und der Kompliziertheit der Korrelation". Solche Reaktionsabstufungen bilden nach dieser Annahme die Grundlage der Polarität und der Symmetrie der Organismen (S. 154, 1913).

Wenn am Körper Regionen von verschiedener Stärke der stoffbildenden Kraft bestehen, so muß sich dies auch im Vollzug der Reparations- und Regulationsvorgänge äußern. Darauf bezügliche Versuche wurden ebenfalls von Child (1912—1916) an Planarien unternommen. Dabei zeigte sich, daß bei Anwendung narkotischer Mittel diese Vorgänge weniger vorn als hinten gehemmt werden. Die Empfänglichkeit dafür nimmt zu im Verlauf der Längsachse von vorn nach hinten. Es kann der Kopf und wohl auch noch der Pharynx neu gebildet werden unter Bedingungen, welche die Reparation weiter nach hinten gelegener Teile, besonders des Schwanzendes nicht mehr erlauben. Dementsprechend erweist sich auch die Reparations- und Regulationsfähigkeit von Teilstücken aus den einzelnen Körperregionen unter dem Einfluß jener Reiz-

mittel als verschieden, d. h. entsprechend dem „axial gradient“ ist sie je nachdem eine größere oder geringere.

Der Vollzug der Regenerationsvorgänge als Gradmesser für die stoffbildende Kraft in verschiedenen Körperregionen wurde im Anschluß an Child auch von anderen Autoren an Planarien geprüft und hinsichtlich der die Versuche leitenden Fragestellung in mancherlei Weise modifiziert (Hymann 1919—1923, Buchanan 1922 bis 1925, Sivickis 1923). Für die Beurteilung des Vollzugs der Regenerationsvorgänge unter dem Einfluß lähmender Mittel erweist sich die Neubildung des Kopfes als besonders geeignet, da sie mit großer Regelmäßigkeit erfolgt und leicht erkennbar ist. Das Eintreten der Kopfneubildung, die „Kopffrequenz“ der Autoren richtet sich danach, wie sich die Zeit der Einwirkung zu derjenigen der Operation verhält, abgesehen von der Dauer der Einwirkung und der Konzentration der Lösung des Reizmittels. Die Kopffrequenz steht demnach in einem gewissen Verhältnis zu der Beschaffenheit in der sich die Gewebe befinden, von denen die Kopfneubildung ausgeht. Die metabolisch aktiveren Gewebe des regenerierenden Vorderendes werden von der Schädigung weniger betroffen oder überwinden sie leichter als die weniger aktiven Gewebe des ganzen Stückes, woraus sich die höhere Kopffrequenz ergibt. Dieses Verhalten steht somit ebenfalls in Übereinstimmung mit den Ergebnissen, zu denen Child gelangt war.

Mit dem von Child nachgewiesenen Gefälle stoffbildender Kräfte in der Richtung der Längsachse des Planarienkörpers steht ferner der Sauerstoffverbrauch in den einzelnen Körperregionen in Übereinstimmung. Nach L. H. Hymans Feststellung (1923) ist der Sauerstoffverbrauch der Planarien größer in der vorderen als in der hinteren Körperhälfte und ein von vorn nach hinten abnehmender „Axialgradient“ besteht demnach ebenfalls in respiratorischer Hinsicht. Dementsprechend ist der Sauerstoffverbrauch kleiner Teilstücke aus der vorderen Körperhälfte größer als derjenige solcher kurzen Stücke aus der hinteren Körperhälfte.

Child wie seine Mitarbeiter und Nachfolger haben ihre Methoden hinsichtlich der verwendbaren Reizmittel, wie auch der Art der Anwendung vielfach erweitert und ausgebaut, um ihre Wirkung auf die genannten und manche andere Tierformen zu prüfen. Child selbst (1914—1925) wendete sie auf eine Reihe recht verschiedener Tiere an (Infusorien, Coelenteraten, Echinodermen); besonders eingehend sind seine Beobachtungen an Hydroidpolypen

und Medusen, die in verschiedenen Ausbildungs- und Entwicklungszuständen, Knospung, Stolonisation usw. untersucht wurden. Durch die Koloniebildung werden die Verhältnisse komplizierter und die Beurteilung ist erschwert, da sich die Untersuchung ebenso auf die einzelnen Individuen des Stockes, wie auf diesen selbst erstrecken muß, denn die Empfänglichkeit der einzelnen Bestandteile ist begreiflicherweise eine verschiedene, die des Stammes z. B. geringer als diejenige der weniger geschützten Einzeltiere. Immerhin war für die fertig ausgebildeten Hydranthen festzustellen, daß ihre Empfänglichkeit gegen die schädigenden Wirkungen von der Spitze des Stockes nach seiner Basis abnimmt.

Hydroidpolypen und Hydromedusen in schwache Lösung von Kaliumpermanganat gebracht, lassen eine Abnahme der Reduktionsfähigkeit für dieses Salz gegen die Basis zu erkennen. Bei den Medusen zeigt sich das Reduktionsvermögen am stärksten in der Mund- und Randgegend, weniger kräftig in der übrigen Subumbrellargegend und am schwächsten an der Exumbrella. Somit gelang auch für diese Tiere die Feststellung der „metabolic and axial gradients" nach bestimmten Richtungen. Ausgedehnte Untersuchungen von L. H. Hyman (1920) an *Tubularia* bestätigten das Vorhandensein des Differenzierungsgefälles sowohl hinsichtlich der gewöhnlichen Regenerationsvorgänge, wie auch im bezug auf das Verhalten bei Anwendung der Empfänglichkeitsmethoden. Die Einwendungen, welche M. Garcia-Banus (1918) gegen das Vorhandensein der „axial gradients" bei der Polypenneubildung von *Tubularia* erhoben hatte, werden infolgedessen von L. H. Hyman zurückgewiesen.

Um noch ein Beispiel recht niederstehender Tiere zu erwähnen, so zeigte bei den Spongien (*Leucosolenia*, *Grantia*) das Oscularende einen weit höheren Metabolismus als die gegen das Basalende gelegenen Partien. Bei der Ctenophore *Pleurobrachia* erwies sich die stoffbildende Kraft am höchsten in der Gegend des Scheitelpoles, um gegen das Mundende abzunehmen (Hyman und Bellamy 1922).

Schon vorher war die Rede davon, daß sich ein Gefälle des Stoffumsatzes bezüglich des Sauerstoffverbrauches am Planarienkörper feststellen ließ. Ähnliches konnte auch für die Anneliden nachgewiesen werden (Hyman und Galigher 1921). Ein die Regenerationserscheinungen betreffendes Differenzierungsgefälle ließ sich bereits früher für die Anneliden feststellen (S. 568ff.). Danach kann die stoffbildende Kraft von vorn nach hinten am Körper abnehmen. Dieses primäre Gefälle des Metabolismus findet sich nach Hymans Wahrnehmung

(1916) nur bei *Aeolosoma* und bei Teilsprößlingen der Naïden, während die anderen Oligochaeten einen stärkeren Metabolismus am Hinterende zeigen. Dieser „sekundäre Metabolismus" erhält schließlich das Übergewicht über den primären, so daß ihn die Anwendung der Empfänglichkeitsmethode bei Oligochaeten wie Polychaeten (*Lumbriculus* und *Nereïs*) von hinten nach vorn fortschreitend zeigt. Nach den Beobachtungen von Hyman und Galigher erwies sich der Sauerstoffverbrauch am stärksten am Hinterende, weniger stark am Vorderende und am schwächsten in der Körpermitte. Demnach besitzt auch das Vorderende noch ein gewisses Übergewicht und es besteht eigentlich ein doppeltes Gefälle, nämlich ein vom Hinterende nach der Körpermitte verlaufendes, stärkeres und das andere, schwächere, welches vom Vorderende ebenfalls nach der Mitte abfällt.

In besonderer Weise mußte sich die Empfänglichkeitsmethode (unter Anwendung schwacher Lösung von KCN) bei einem ganz andersartigen Objekt, nämlich bei einer sozialen Ascidie, *Perophora viridis*, bewähren. Nach den von J. S. Huxley (1921) angestellten Versuchen zeigten sich die Zooide gegen die Reizwirkung empfindlicher als der Stolo. Das war von vornherein anzunehmen und steht in Übereinstimmung mit den an anderen Tieren vorgenommenen Versuchen, denn die stoffbildenden Kräfte sind gewiß im Zooid stärker als in dem weit einfacher organisierten Stolo.

Die Verteilung der stoffbildenden Kräfte am Körper und ihre Beeinflussung konnte auch noch auf anderen Wegen geprüft werden z. B. durch Anwendung des elektrischen Stromes, wofür sich die Hydroidpolypen als geeignete Objekte erwiesen (Lund 1921/1922). Von der mittelst Durchleiten des elektrischen Stromes durch Stammstücke von *Obelia* erzielten Umkehrung der Polarität war schon vorher die Rede (Kap. 17 S. 512). Hier interessiert zunächst die Tatsache, daß unter dem Einfluß des elektrischen Stromes an dem Kathodenende die Hydranthenbildung verzögert und schließlich unterdrückt werden kann, während sie am entgegengesetzten (Anoden-) Ende erfolgt[1]). Bei einer gewissen Stromstärke ließen sich am Anodenende Hydranthen und am Kathodenende Stolonen hervor-

1) Die durch den elektrischen Strom zu beeinflussenden Stammstücke mußten natürlich in bestimmter Weise gerichtet sein. Wie dies bewerkstelligt und der Strom durch das Gefäß mit fließendem Seewasser geleitet wurde, in dem sich die in geeigneter Weise auf Korkplatten befestigten Stammstücke befanden, wird bei Lund (1921) eingehend beschrieben.

rufen, gleichviel ob es sich dabei um das Apikal- oder Basalende des Stammstückes handelt. Inwiefern diese Erscheinungen (nach Lund's Annahme) mit einer an das tierische Gewebe, in diesem Fall an das Zellgewebe des Polypenstammes gebundenen und beeinflußbaren elektrischen Polarität zusammenhängen oder nicht vielmehr auf einer die Bildungsvorgänge teils anregenden, teils (zumal bei größerer Stromstärke) hemmenden und sogar verhindernden Wirkung des elektrischen Stromes beruhen, läßt sich einstweilen nicht entscheiden.

Hier kann nur kurz darauf hingewiesen werden, daß Lund (1925) in einer späteren Arbeit ebenfalls auf Grund von Untersuchungen an *Obelia* seine Anschauungen über die den Gewebszellen eigene elektrische Energie noch eingehender begründet. Den Zellen der beiden Keimblätter wird in Verbindung mit der strukturellen und funktionellen auch eine elektrische Polarität zugeschrieben. Es besteht ein Unterschied zwischen der Außenfläche des Ektoderms und der Innenfläche des Entoderms, insofern sich die erstere gegenüber der letzteren als positiv erweist. Das elektrische Potential ist größer in der apikalen als in der basalen Region, so daß sich wieder ein Gefälle in axialer Richtung ergibt, wie wir es vorher schon mehrfach kennen lernten. Fortgesetzte Untersuchungen von Lund (1926) vertieften diese Anschauungen, indem sie die Einwirkung des elektrischen Stromes zu derjenigen von Salzen (Cyaniden) in Beziehung brachten und Schlüsse auf die Zellenpolarität daraus zogen. Die letztere wurde durch dieselben und andere Mittel (Äther, Chloroform) auch an ganz andersartigen Objekten und Geweben (Froschhaut) geprüft und jenen ungefähr entsprechend gefunden.

Ebenfalls an Hydroidpolypen und Medusen, aber auch an einer Anzahl anderer Tiere vermochten Hyman und Bellamy (1922) so, wie sie ein axiales Gefälle stoffbildender Kräfte nachweisen konnten, auch ein solches elektrischer Kraftwirkungen festzustellen. Bei den Hydroidenstöcken fanden sie den schon erwähnten Gegensatz des apikalen und basalen Poles, wie solche Gegensätze zwischen dem Manubrium und dem Schirmrand der Medusen bestehen, indem das elektrische Potential des ersteren am stärksten, schwächer am Schirmrand und am geringsten an der Exumbrella ist. Derartige Gegensätze der elektrischen Kraft zeigen sich zwischen dem Vorder- und Hinterende der Planarien, wie auch zwischen deren Seitenrändern und der Körpermitte, desgleichen zwischen dem Kopf- und Schwanzende der Anneliden. Abstufungen wie bei der verschiedenen Verteilung in der Stärke der Stoffwechselvorgänge bestehen offenbar auch hinsichtlich dieser Kraftwirkungen.

Das schon vorher besprochene Gefälle schädigender Reizwirkungen ließ sich auch noch auf andere Weise feststellen, nämlich durch den Einfluß gewebszerstörender (ultravioletter) Lichtstrahlen

(M. A. Henricus 1924). Werden die betreffenden Tiere (limikole Oligochaeten, Planarien, Hydren und Infusorien) in geeigneter Weise den Strahlen ausgesetzt, so zeigt sich ein Auftreten der Schädigungen in ähnlicher Reihenfolge wie bei den vorher besprochenen Giftwirkungen. Bei den Planarien z. B. beginnt der Zerfall am Kopf und schreitet nach hinten fort, ebenso wie die zerstörende Wirkung erst die Seitenränder befällt, um von da auf die Körpermitte überzugehen. Das Bestehen der Axialgradianten scheint sich auch aus diesen Versuchen zu ergeben.

Bisher war, abgesehen von den Teilsprößlingen der Turbellarien und Anneliden, von Tieren im ausgebildeten Zustand die Rede, doch hat man auch Entwicklungszustände auf ihr Verhalten gegen Reizwirkungen im Hinblick auf ihr Differenzierungsgefälle bzw. ihren „Metabolismus" geprüft. Hyman und Bellamy (1922) fanden bei Froschlarven am Hinterende den Stoffumsatz am stärksten und stellten auch an diesen Objekten einen Gegensatz des (elektronegativen) Hinterendes gegenüber den vorangehenden Körperregionen fest. Bei frühen Stadien der Fischembryonen (*Fundulus*) erweist sich nach Hyman (1921) die Empfänglichkeit gegen schädigende Wirkungen am stärksten am Vorderende der Achse, um von da nach hintenhin abzunehmen. Zu diesem primären gesellt sich allerdings später ein sekundärer Axialgradiant, indem eine starke Empfänglichkeitsrate auch am Hinterende wahrzunehmen ist. Nach Bellamy (1919) erfolgt bei Anwendung der üblichen schädigenden Mittel (KCN usw.) im Gastrulastadium des Froschembryos (*Rana pipiens*) der beginnende Zerfall am Vorderende der Achse, sowie auch an der dorsalen Urmundlippe, um sich von da nach hinten bzw. ventralwärts fortzusetzen. Im Neurulastadium beginnt der Zerfall am Vorderende der Medullarrinne und breitet sich von hier caudal- und ventralwärts aus. Allerdings kommen zu diesem primären Axialgradianten sekundäre hinzu, indem an Punkten des Hinterendes und der Ventralfläche, die durch starke Zellvermehrung ausgezeichnet sind, die Empfänglichkeit gegen die Giftwirkung ebenso stark ist und der Gewebszerfall deshalb ebenfalls sehr früh beginnt.

Daß die für die ausgebildeten Tiere wie für Entwicklungszustände in bezug auf das Gefälle stoffbildender Kräfte gemachten Angaben nicht unwidersprochen bleiben würden, war vorauszusehen und so macht sich gerade im Hinblick auf die zuletzt dargestellten Ergebnisse an den Froschembryonen ein recht lebhafter Widerspruch geltend (Cannon 1923). Die mit ähnlichen Mitteln, allerdings an anderen Objekten (*Rana temporaria* und *Bufo vulgaris*) angestellten Untersuchungen führten insofern zu abweichenden Ergebnissen, als der Gewebszerfall

nicht an den zu erwartenden Punkten, sondern (sowohl in den früheren wie in den älteren Entwicklungsstadien) in ganz unregelmäßiger Weise an recht verschiedenen Stellen eintrat. Für die von ihm geprüften Objekte vermag sich Cannon infolgedessen dem Vorhandensein jener Axialgradianten nicht anzuschließen, wie er überhaupt der Annahme selbst recht zweifelnd gegenüber steht. Damit wird der naheliegenden Auffassung Ausdruck gegeben, daß manche der zuletzt besprochenen Angaben noch einer recht genauen Nachprüfung bedürfen.

Man steht hier auf einem erst unlängst erschlossenen Gebiet, das nicht nur sehr aussichtsreich erscheint, sondern bereits wertvolle Aufschlüsse gezeitigt hat und von dem solche auch weiterhin zu erwarten sind. Daß alle die gemachten Angaben sich als zutreffend erweisen würden, war von vornherein nicht anzunehmen; manche von ihnen werden gewiß verbesserungsfähig sein und durch spätere Funde in ein anderes Licht gerückt werden. Der Hauptwert dieser Untersuchungen dürfte darin liegen, daß sie von einem mehr physiologischen Standpunkt ausgehend zu Ergebnissen führen, die sich auch als für die Morphologie der Tiere wertvoll erweisen, es sei nur an die Übereinstimmung erinnert, die sich durch Anwendung der einen wie der anderen Forschungsmethode hinsichtlich der Auffassung der Polarität des Tierkörpers ergibt. Die bereits recht umfangreich gewordene Literatur des neuen Gebietes zu erschöpfen, konnte um so weniger beabsichtigt werden, als manche der Ergebnisse nur in einem losen Zusammenhang mit den hier zu behandelnden Fragen stehen.

24. Kapitel

Innere Faktoren der Regeneration

Die Ursachen, welche die Regeneration bewirken und ihren Verlauf beeinflussen, sind sehr verschiedenartiger Natur. Begreiflicherweise mußte es sich bei den vorhergehenden Betrachtungen von selbst ergeben, zur Erklärung des Zustandekommens der Erscheinungen und ihrer Aufeinanderfolge nach den sie bewirkenden Faktoren zu fragen. Wenn es sich um die Beziehungen der Regeneration zum Wachstum und zur Entwicklung handelt oder um die dabei stattfindenden Regulationen, dann drängen sich diese Fragen ganz von selbst auf. Ebenso bei der Behandlung der Reizwirkungen und ihrer Bedeutung für die Regeneration. Als ein innerer Faktor der Regeneration erscheint die Rolle, welche das Nervensystem dabei spielt, doch ist diese ganz besonderer Natur, so daß sie eine eigene Behandlung verlangte (vgl. Kap. 22). Wo im Vorhergehenden Ursachen und Bedingungen der Regenerationsvorgänge berührt wurden, kann hier nicht im einzelnen aufgezählt werden, doch sind einige dieser Fragen noch etwas eingehender zu behandeln.

1. Bedeutung der Verletzung und des Wundmaterials für die Regeneration

Regeneration im eigentlichen Sinn, d. h. Reparation sieht man dann eintreten, wenn ein ersatzfähiger Körperteil entfernt wurde. Dabei entstand eine Wunde am Körper. Indem ein Verlust eintrat, wurde der normale Zustand des Organismus geändert. Der durch die Verletzung ausgelöste Reiz gab den Anstoß zum Beginn der Regeneration und teilweise auch ihres weiteren Verlaufs, insofern sich die Neubildungs- und Wachstumsvorgänge daran anschließen. So hat man die Wundfläche, d. h. die freie Endigung vorher nicht freier Teile und die dadurch bedingte Aufhebung eines Widerstandes als denjenigen Faktor angesehen, welcher die Regeneration in Gang setzt.

Zwar kann es vorkommen, daß die Regeneration nicht eigentlich von der Wundfläche ausgeht wie bei dem Linsenersatz im Molch-

auge (Fig. 184 und 185 S. 315ff.), aber auch dann ist sie durch einen Substanzverlust und das dadurch hervorgerufene Aufheben eines Widerstandes bedingt. Die Spannungsverhältnisse erfahren eine Abänderung und das Wachstum „kann einen anderen Weg einschlagen. Das „Nichtmehrvorhandensein" eines gewissen Organes oder Organkomplexes erscheint als das auslösende Moment, wie Driesch es ausdrückt.

Daß Umfang, Richtung und Lage der Wundfläche am Körper, sowie die Beziehung zu seinen Organen und Geweben für den Vollzug der Regeneration sehr bedeutungsvoll und zum Teil maßgebend sind, ergab sich bereits aus den Ausführungen in den früheren Kapiteln. Nach Roux ist „die Art der abnormen Veränderung selber zugleich die zureichende determinierende Ursache der Besonderheit der zu ihrem Ausgleich nötigen regulatorischen Leistungen". In manchen Fällen läßt sich tatsächlich die Art der Verletzung als maßgebend für die Gestaltung des Regenerats erkennen, wofür die am Schwanz der Amphibien und Reptilien, sowie an den Gliedmaßen der Tritonen und Arthropoden angestellten Versuche ausgezeichnete Beispiele liefern. Eine ganze Anzahl davon lernten wir bereits bei Besprechung der Doppel- und Mehrfachbildungen kennen (Kap. 15).

Bei jenen Superregeneraten kann die Art der Verwundung besonders am Schwanz das Auftreten, die Stellung, sowie bis zu einem gewissen Grad die Form und Größe der Neubildungen bestimmen. Ob die Wunde sehr groß oder weniger umfangreich ist, ob sie geteilt erscheint, sich über verschiedene Partien erstreckt, mehr oder weniger in die Tiefe geht und dadurch verschiedenartige Organe verletzt, erweist sich für den Verlauf der Regeneration von Bedeutung. So kann infolge einer geringeren Verletzung neben dem normalen Amphibienschwanz ein solcher von nur unbedeutender Größe entstehen, während über einer großen Wunde ein Nebenschwanz hervorwächst, der ungefähr die Länge des gewöhnlichen Schwanzes erlangt. Durch Anbringen einer zweiten Wunde neben der des abgeschnittenen Eidechsenschwanzes läßt sich außer dem endständigen noch ein zweiter, neben ihm herauswachsender Schwanz erzielen. Zum Hervorbringen des überzähligen Schwanzes ist die Verletzung des Achsenskeletts notwendig und um bei Froschlarven den abgeschnittenen Schwanz neu entstehen zu lassen, muß nach den Beobachtungen von Morgan und Davis auf dem Querschnitt ein Rest der Chorda dorsalis vorhanden sein.

Von wie großer Bedeutung die Schnittführung auf die Gestaltung von Doppel- und Mehrfachbildungen an den Gliedmaßen der Wirbeltiere ist, geht aus den früheren Darlegungen hervor (Fig. 244—250 S. 421ff.). In ähnlicher Weise wirkt die Art der Verletzung auf die Ausgestaltung regenerierender Arthropodenextremitäten ein. Auf die Fülle des vorhandenen Materials nach den Untersuchungen von Barfurth, Tornier, Bateson, Przibram, Steinmann, P. Weiss und vielen anderen mußte schon vorher verwiesen werden. Wie die Richtung der Wundfläche die Stellung des Regenerats beeinflußt und welche Folgen für dessen weitere Ausgestaltung sich daraus ergeben, wurde in einem früheren Abschnitt eingehend besprochen (Kap. 11 S. 330ff.).

An Regenwürmern läßt sich leicht beobachten, daß außer der Schrägstellung des Regenerats bei schiefer Schnittführung (Fig. 188 S. 332) an umfangreichen Wunden ein mit breiter Basis aufsitzendes Regenerat hervorwächst, während über einer verhältnismäßig kleinen oder sich rasch verengernden Wunde ein schmales schnell wachsendes und daher fast fadenförmiges Regenerat entsteht.

Wenn die Art der Verwundung, der Substanzverlust und die dadurch bewirkte Änderung der Spannungsverhältnisse oder andere damit im Zusammenhang stehende Zustände im Organismus die Regeneration auslösen, so wird ihr Fortgang durch andere, zum Teil ebenfalls schon berührte Faktoren bestimmt, z. B. durch die Natur der Gewebe an der Wundstelle oder des überhaupt zur Verfügung stehenden Zellenmaterials, wie auch durch die Entwicklungsbedingungen, welche dieses beim Fortschreiten der Regeneration findet. In ersterer Beziehung ist es notwendig, daß sich in der Gegend der Verletzung ein Zellenmaterial vorfindet, welches entweder mit den neu zu bildenden Teilen gleichartig ist und sie ohne weiteres aus sich hervorgehen läßt oder aber (als ein noch indifferentes Material) befähigt ist, die dazu nötigen Differenzierungen durchzumachen. Besteht die Möglichkeit hierzu nicht mehr, so verläuft die Regeneration in unvollständiger Weise oder unterbleibt wohl auch gänzlich. Sehr weitgehende Differenzierung des zur Verfügung stehenden Zellenmaterials kann die Veranlassung davon sein. Ein extremes Beispiel hierfür liefern die Tentakel der Hydroidpolypen, die zwar umfangreicher als regenerationsfähige Teilstücke des Körpers sind, aber dennoch und zwar infolge zu starker Spezialisierung ihrer Zellen keine Regenerationsfähigkeit mehr besitzen.

Das Vorhandensein und die Verwendungsmöglichkeit des Bildungsmaterials erweist sich auch für die weitere Ausgestaltung des Regenerats von Bedeutung. Nicht immer steht das Material in genügender Menge zur Verfügung oder die Möglichkeit fehlt, es in der richtigen Weise zu verwenden. Daraus ergeben sich Störungen in der Ausbildung des Regenerats, wodurch dann ein gleichmäßiges Fortschreiten gehindert wird. Dies kann sich an dem ganzen Regenerat oder nur an einzelnen Teilen bemerkbar machen. Es findet wohl auch ein Organsystem bessere Bedingungen für seine Ausbildung als ein anderes. Im Sinn von Roux kann dann von einem Kampf der Gewebe und Organe im Regenerat gesprochen werden (Tornier), wobei es durch Überwiegen einzelner und Unterliegen anderer Teile zu einer mehr oder weniger anormalen Ausbildung des Regenerats kommen kann. Derartige in der verschiedensten Weise mißbildete Regenerate sind jedem bekannt, der sich mit solchen Versuchen beschäftigte und sie treten ungefähr bei allen regenerierenden Tieren auf. Um nur ein Beispiel anzuführen, so findet man in den Regenerationsknospen mancher Teilstücke von Regenwürmern den Darmkanal unverhältnismäßig stark und zwar auf Kosten der übrigen Organsysteme entwickelt, die ihm gegenüber sehr zurücktreten. Daraus muß sich notwendigerweise eine Mißbildung des ganzen Regenerats ergeben, welches aus diesen oder ähnlichen Ursachen nicht selten eine von der Norm völlig abweichende Gestalt annimmt.

2. Der Einfluß des Ganzen auf die Ausbildung des Regenerats

Wenn die Regeneration durch die Verwundung ausgelöst und das Material für ihren Vollzug vorhanden ist, so erklärt sich daraus noch nicht die Ausgestaltung des Regenerats. „Das Wiederbilden von etwas Spezifischen, in sich Heterogenen, das anders beschaffen ist als der belassene Rest", hat Driesch als das die Regeneration vor allem Kennzeichnende hingestellt. Die Erklärung der Tatsache, daß von den alten, völlig ausgestalteten Teilen ihnen ganz ungleiche, also andersartige, wohl aber den verlorenen gleiche Teile gebildet werden, hat von jeher große Schwierigkeit bereitet. Ein Einfluß des Ganzen auf die neuzubildenden Teile, vermöge dessen sie sich ungefähr in der Gestaltung der früher vorhanden gewesenen Teile in die Gesamtheit des Organismus einfügen, muß bestehen, aber welcher Art er ist, läßt sich schwer erkennen. Noch am ehesten kann man sich ihn dann vorstellen, wenn die Gewebe und Organe

des regenerierenden Körperteils sich direkt in das Regenerat fortsetzen, also gewissermaßen ein „Auswachsen" der ersteren stattfindet, auch wenn es bereits unter Beteiligung indifferenter Zellenelemente erfolgt. Die Annahme einer gestaltenden Wirkung der alten auf die neuen Teile bereitet in diesem Fall keine besondere Schwierigkeit. Wie wir jedoch aus dem Verlauf der Regeneration bei einer großen Anzahl verschiedener Tierformen erkannten, stellt dieses Verhalten nicht die Regel dar, vielmehr pflegt im Anschluß an die Wundheilung das indifferente Gewebe zu überwiegen oder die Organe des Regenerats bilden sich überhaupt erst aus einer gleichartigen Zellenmasse, dem Blastem, heraus, um früher oder später den Anschluß an die entsprechenden alten Teile zu gewinnen. Allerdings ließe sich denken, daß diese Differenzierung dennoch unter Einflußnahme der letzteren vor sich geht. Für die gewebliche Differenzierung liegt eine solche Vermutung sehr nahe, doch ist für die Ausbildung der äußeren Gestalt, etwa eines Körperanhangs, z. B. eines Schwanzes oder einer Gliedmaße damit noch nicht viel gewonnen.

Gewiß kann man den Zellen des indifferenten Bildungsgewebes ähnlich wie den Embryonalzellen die Potenzen zur Ausbildung der neuentstehenden Teile zuschreiben. Dann könnten die Neubildungsvorgänge allerdings verhältnismäßig unabhängig vom Gesamtorganismus verlaufen und es würde sich mehr um eine Selbstdifferenzierung der neuen Teile handeln. Roux dachte an die gestaltende Wirkung eines Reserve-Idioplasmas und Weismann nahm für die regenerierenden Körperteile Ersatzdeterminanten an. Bei alledem bleibt die Wahrscheinlichkeit bestehen, daß sich jene Faktoren unter dem Einfluß des ganzen Organismus befinden, von welchem die bei der Regeneration verwendeten Zellen und Gewebe herstammen. Wie schon früher gezeigt wurde, ist dieser Einfluß des Ganzen auf die Teile experimentell nachzuweisen (Kap. 11 S. 336 ff.), aber auch aus dem Verlauf der Regenerationsvorgänge unter Umständen ohne weiteres ersichtlich. Ihm ist überdies die regulierende Wirkung zuzuschreiben, durch welche Anlagen von anfangs geringer Größe, sowie von abweichender oder ungeeigneter Form durch nachträgliche Wachstums- und Umlagerungsvorgänge in ihre richtige, zum Gebrauch geeignete Gestalt und Lage gebracht werden.

Wenn die Determination des Regenerats durch den Gesamtorganismus geschieht, dann sind jene abweichenden Bildungen noch

viel weniger zu verstehen, die wir bei der Besprechung der Homöosis und Heteromorphosis kennen lernten (Kap. 16 und 17). Man sollte meinen, daß unter dem Einfluß des Gesamtorganismus nur solche Bildungen zustande kämen, die sich ihm als Ersatz der verlorenen Teile zweckdienlich einfügen, nicht aber Teile, die gar nicht an die betreffende Stelle gehören, ihn in seiner Lebenstätigkeit behindern und ihn nicht selten lebensunfähig machen, abgesehen davon, daß die Entstehung gänzlich abweichend organisierter und entgegengesetzt gerichteter Körperteile an und für sich ziemlich unverständlich ist; es sei nur an das Auftreten von Fühlern an Stelle der Augen oder von Schwänzen am vorderen Körperende erinnert, wo sonst der Kopf steht. Soweit sich überhaupt eine Erklärung für die heteromorphen Bildungen geben läßt, wurde sie bei der Behandlung dieser Erscheinungen versucht (S. 487ff. und S. 526ff.).

Für den Nachweis eines Einflusses des Ganzen auf das Regenerat suchte man die Doppelbildungen auszunutzen. Darauf, wie deren Zustandekommen von der Art der Verletzung abhängt, wurde bereits im vorhergehenden Abschnitt hingewiesen. Wie durch Spalten des Vorderendes doppelköpfige Planarien erzielt werden, ergab sich aus der früheren Darstellung (Kap. 15 S. 443). Wird einer doppelköpfigen Planarie der eine Kopf ziemlich an der Basis abgeschnitten, so braucht kein neuer Kopf zu entstehen, sondern es kommt zur Ausbildung eines (von Steinmann (1910) als Schwanz angesehenen) Zapfens (Fig. 271 S. 445). Der Befund wird von Steinmann so gedeutet, daß über die Natur des Regenerats, ob Kopf oder Schwanz, weder die Beschaffenheit der Wundfläche, noch die anliegenden Gewebspartien, sondern der Gesamtorganismus entscheidet. Wie hinsichtlich der Qualität, so ist nach Steinmanns Versuchen an Planarien auch in bezug auf die Quantität des Regenerats eine Beeinflussung durch das Ganze insofern festzustellen, als die Größe des Regenerats durch diejenige des regenerierenden Teilstücks bestimmt wird.

Eine Beeinflussung des Regenerats durch das Ganze ist auch aus den neueren Untersuchungen von P. Weiss (1926) über die seitliche Regeneration der Amphibienextremität zu entnehmen, doch kann danach nicht von einer „Teil für Teil-Determination", d. h. von einer durch die einzelnen Bestandteile (Organe) bestimmten Regeneration die Rede sein. Vielmehr zielen die Ergebnisse dieser Versuche dahin, daß „das Regenerat vom Stumpf irgendwie als ganzes seinen Bildungsgang vorgeschrieben erhält und sich seine Einzel-

heiten im eigenen Wirkungskreis ohne weitere Rücksicht auf die Einzelheiten im Stumpf auszubilden vermögen".

Nach den eingehenden, von Weiss (1925) an den Hintergliedmaßen des *Triton cristatus* angestellten Versuchen verhält sich beim Längsdurchtrennen bis zum Kniegelenk und Entfernen der einen Hälfte die Extremität nicht so, daß die verlorene Hälfte des Fußes und Unterschenkels neugebildet und dadurch ein einheitliches Ganze hergestellt wird, sondern von der Schnittfläche aus erfolgt die Neubildung eines ganzen mit vier bis fünf Zehen versehenen Fußes, wodurch in Verbindung mit den stehengebliebenen Teilen des alten Fußes eine recht abweichend gestaltete, mit der entsprechenden Zehenzahl ausgestattete Mißbildung zustande kommt (Fig. 373 *A* und *B*). Dieses unerwartete Verhalten der Extremität bei seitlicher Regeneration gab Veranlassung zu einer Reihe weiterer sinnreicher Versuche, durch welche die Beziehungen des Regenerats zum Ganzen nach Möglichkeit geklärt werden sollten (P. Weiss 1926).

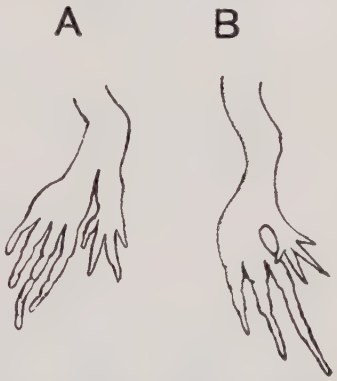


Fig. 373. Fußneubildung bei *Triton cristatus* nach Entfernen eines Fußteils bis zum Kniegelenk; *A* vier alte Zehen, *B* drei alte Zehen erhalten geblieben (nach P. Weiss 1925)

Um festzustellen, wie sich die Extremität im Hinblick auf die seitliche Regeneration bei der Neubildung von Teilen in verschiedener Höhe verhält, wurde der Fuß am Fußgelenk entfernt und von der einen Unterschenkelhälfte die Haut in Form eines rechteckigen Lappens abgelöst (Fig. 374 *A*). Die enthäutete Hälfte des Unterschenkels wird nun durch einen zwischen den beiden Knochen geführten Längsschnitt bis zum Knie abgespalten und quer abgetrennt, worauf der Hautlappen um den stehengebliebenen Teil des Unterschenkels zum Überdecken der Längswunde herumgeschlagen wird (Fig. 374 *B*). Durch Abschneiden eines Teils des Hautlappens in der Längsrichtung erhält er die rechte Größe, damit die Hauträndер sich in der früheren dorsalen Mittellinie zusammenfügen und verwachsen können. Dadurch wird die Regeneration in der Längsschnittfläche verhindert. Vom Unterschenkel ist die eine Hälfte, je nachdem die tibiale oder fibiale, erhalten geblieben, deren distale Wundfläche nur den halben Querschnitt der Extremität darstellt, während die zweite (mehr

proximalwärts gelegene) Wundfläche die andere Querschnitthälfte enthält (Fig. 374 *B*, Fig. 374 *C* und *D*).

Die Ergebnisse der Operation sind verschieden. Regenerate können an beiden Wundflächen auftreten, doch ist dies nicht nötig Es braucht nur an einer der beiden Wundflächen ein Regenerat gebildet zu werden, während die andere vernarbt. Das aus dem halben Extremitätenquerschnitt entstandene Regenerat ist ein Ganz-

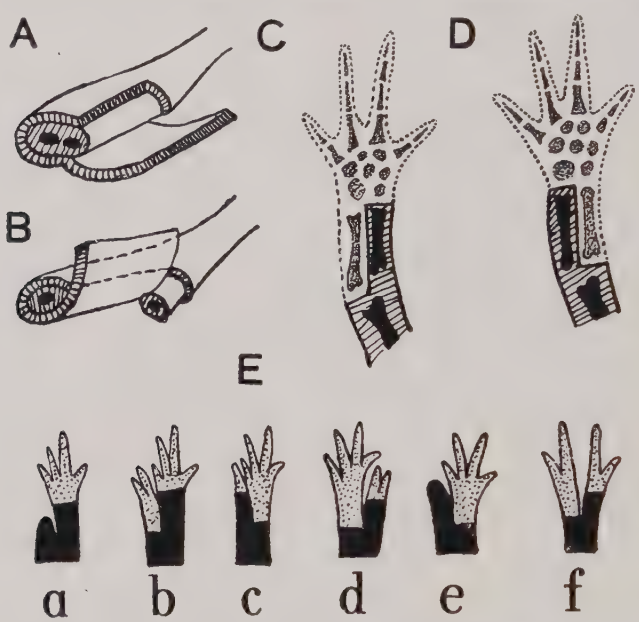


Fig. 374. Fußbildung bei *Triton cristatus*; *A* und *B* Ausführung der Operation in schematischer Darstellung, *C* und *D* zur Erläuterung der Operation, die entfernten Teile hell, die stehengelassenen dunkel, *E a—f* einige Ergebnisse der Operation, Ganz- und Teilbildungen an der distalen und proximalen Schnittfläche, die alten Teile schwarz, die neuen hell (nach P. Weiss 1926)

regenerat und zwar auch dann, wenn die Schnittfläche distalwärts vom Fußgelenk liegt (Fig. 374 *E*, *a* und *e*).

Werden an beiden Wundflächen Regenerate gebildet, so kann das eine zwar ein Ganzregenerat, das andere nur ein Teilregenerat oder eine bloße zapfenförmige Bildung sein (Fig. 374 *C*, *b—d*). Zuweilen treten aber auch an beiden Schnittflächen nur Teilregenerate auf (Fig. 374 *f*). Jedoch können auch die beiden Blasteme mit einander verschmelzen und gemeinsam ein Ganzregenerat liefern. Diese und andere Modifikationen des Regenerationsprozesses waren zu er-

warten; als Hauptergebnis bleibt, daß ein Ganzregenerat aus dem halben Extremitätenquerschnitt entstehen kann. Insofern dessen Topographie derjenigen des Regenerats nicht entspricht, kann eine „Teil für Teil-Abhängigkeit" des letzteren vom Stumpf nicht in Frage kommen, sondern die Ausbildung des Regenerats wird vom Ganzen bestimmt. Damit gelangen wir wieder zu den obigen Ausführungen zurück, denn über jeder Wundfläche entsteht ein Blastem und in dieser indifferenten Zellenmasse liegt die Fähigkeit zur Ausbildung des Ganzen nicht nur eines Teiles verborgen. Die Vereinigung der Blasteme macht darin keinen Unterschied, sowohl die getrennten wie die vereinigten Blasteme müssen zur Lieferung der Ganzbildung befähigt sein. Diese ist beweisend; das Auftreten der Teilbildungen läßt sich nicht gegen diese Anschauung verwenden, weil die Regeneration längst nicht immer in der Lage ist, das Ganze entstehen zu lassen und Defektbildungen stets vorkommen. Für den Einfluß des Gesamtorganismus auf den Verlauf der Regeneration erscheint es freilich im vorliegenden Fall recht bedenklich, daß er nicht zur Herstellung eines normalen Körperteils, sondern zu einer Mißbildung führt.

3. Die Bedeutung der Funktion für die Ausgestaltung des Regenerats

Schon bei Besprechung der Regulationserscheinungen (Kap. 11 und 12) erfuhren wir, daß mit den eigentlichen Regenerationsvorgängen gewisse Umgestaltungen verbunden sind, durch welche Anlagen von geringer Größe, abweichender und ungeeigneter Form durch nachträgliche Wachstums- und Umlagerungsvorgänge in die richtige, zum Gebrauch geeignete Form gebracht werden. Diese mit der Regeneration verbundenen Umformungen und mit ihnen bis zu einem gewissen Grad die Ausgestaltung des Regenerats werden nicht allein durch das Wachstum und die das letztere in der Hauptsache verursachende Zellvermehrung verursacht, sondern es finden Streckungen und andere Dimensionsveränderungen statt, die auf verschiedenartigen Ursachen beruhen. Zum Teil handelt es sich dabei um Druck- und Spannungszustände, verursacht durch Flüssigkeitsdruck und Zirkulationsstörungen, zum Teil aber um solche, welche die Folge der mechanischen Bedingungen sind, unter denen die betreffenden Körperteile stehen. Dabei dürften die verschiedenen Bewegungszustände eine Rolle spielen, wie sie der Eigenbewegung des Körpers und seiner Organe, sowie besonders der Ortsbewegung

dienen. Auf diesem Wege kann es zu funktionellen Regulationen als Ergebnis der Formveränderungen kommen, welche ihrerseits durch die infolge der Verletzung veränderten mechanischen Bedingungen des Körpers hervorgerufen wurden. Wachstum und Richtung des Regenerats, wie auch seine Ausgestaltung, können bis zu einem gewissen Grad von jenen Spannungszuständen und diese wieder (wenigstens teilweise) von der Funktion der einzelnen Körperteile, besonders von ihren Bewegungszuständen abhängen. Wenn die Funktion ausbleibt, kann es eintreten, daß die Regeneration nicht zu Ende geführt wird, also unvollkommen bleibt oder auch Rückbildungen sich einstellen. Die Funktion wird zum richtigen „Ausführungsfaktor" der Morphogenese (Schmalhausen 1925).

Dem Bewegungszustand als mitbestimmenden Faktor wurde von Child bei seinen an Polypen und besonders an Planarien ausgeführten Versuchen eine große Bedeutung zugeschrieben. Wie schon in dem Abschnitt über den funktionellen Reiz dargelegt wurde, sieht Child den Einfluß der Zug- und Druckwirkungen, die hauptsächlich von den Körperbewegungen abhängen als sehr bedeutungsvoll für die Ausbildung der Gewebe wie der Organe und ganzer Körperteile an. Mit der Funktion im engen Zusammenhang stehende mechanische Faktoren sind es nach dieser Auffassung, welche zumal in den späteren Stadien die Regulationsvorgänge und damit die Regeneration stark beeinflussen. Es liegt in der Natur der Sache, daß sich diese Vorgänge hauptsächlich im Körperinnern abspielen, doch sind sie zum Teil auch als Abänderung der äußeren Form wahrnehmbar (Fig. 371 S. 624).

Funktionelle Beeinflussung beim Regenerationsablauf der Planarien unter weitgehender Regulation der Körperform lernten wir schon früher bei Besprechung der Doppelbildungen kennen (Fig. 270 S. 444) und sahen sie bei der funktionellen Orthopädie verschiedener anderer Tiere eine wichtige Rolle spielen (Kap. 11 S. 330ff. und 339).

4. Regenerationsenergie

Die Regenerationsfähigkeit pflegt eine verschiedene in den einzelnen Körpergegenden zu sein, höher etwa am Vorder- oder Hinterende als in der Körpermitte. Sie richtet sich außerdem nach der Art der Verletzung und der Größe des Verlustes und ist abhängig von dem Zustand, in welchem sich das regenerierende Tier befindet. Schon vorher (Kap. 20 S. 554) waren die Regenerationsvorgänge zu den Wachstumserscheinungen in Beziehung zu bringen

und wir hörten, daß nach den an wachsenden und regenerierenden Körperteilen angestellten Messungen die Regeneration als „beschleunigtes Wachstum" aufgefaßt wurde (Przibram 1917 und 1919).

Durch Vergleich der Größenzunahme des Regenerats mit derjenigen beim normalen Wachstum in bestimmten Zeitintervallen läßt sich ein Wert gewinnen, den man als Regenerationsquotienten bezeichnen kann. Bei den auf eigenen und zahlreichen Untersuchungen anderer Autoren beruhenden Feststellungen Przibrams zeigte sich durch Berechnung der Zunahmequotienten in den aufeinanderfolgenden Zeitabschnitten ein anfangs beschleunigtes, später verlangsamtes Tempo der Regenerationsgeschwindigkeit. Danach stimmt der Verlauf der Regeneration mit einem Stoff- oder Energiestrom bei plötzlich eingetretener Gefällserhöhung überein. Gegenüber dem gewöhnlichen Wachstum erscheint das Tempo bei der Regeneration als ein beschleunigtes. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte auch Krizenecky auf Grund seiner an den Beinen der Larven und Puppen des Mehlkäfers ausgeführten Untersuchungen.

Erscheint das regenerative gegenüber dem gewöhnlichen Wachstum an sich beschleunigt, so kann dies unter gewissen Umständen in noch höherem Maße der Fall sein. Dies gilt z. B. für den Verlust umfangreicherer Körperpartien, die verhältnismäßig rascher ersetzt werden als solche von geringerem Umfang. Abgesehen von der größeren Quantität des bei stärkerem Verlust zu Ersetzenden scheint die Regenerationsenergie mit der Größe des Verlustes und der Intensität der Schädigung des Körpers zu wachsen. Werden einem Käfer mehrere Gliedmaßen genommen, so verläuft die Neubildung rascher als beim Verlust nur eines Beines (Megusar 1908). Wenn einem Krebs (*Cambarus*) gleichzeitig beide Scheren und die beiden letzten Gangbeinpaare entfernt werden, so erfolgt die Regeneration energischer als wenn nur eine Schere abgeschnitten wurde (Zeleny 1905).

Bei den an einem Schlangenstern, *Ophioglypha lacertosa*, angestellten Versuchen sah Zeleny ebenfalls die Regenerationsenergie mit der Größe des Verlustes zunehmen, d. h. die Regeneration eines Armes geht rascher vor sich, wenn gleichzeitig mehrere Arme entfernt wurden, als wenn dies nur mit einem einzigen Arm geschah. Im letzteren Fall erfolgt die Regeneration dieses einen Armes langsamer. Daraufhin stellt Zeleny die Formel auf:

$$\frac{En}{n} > E_1 \text{ oder } En > nE_1,$$

worin E_1 die Regenerationsenergie beim Ersatz des einen Armes bedeutet, En die Energie beim Verlust von mehr als einem Arm und n die Zahl der in Verlust geratenen Arme.

Einen bedeutend rascheren Verlauf der Regeneration konnte Stockard (1909) bei der Scyphomeduse *Cassiopea* dann beobachten, wenn ihr alle acht Mundarme genommen waren, als wenn nur einer davon fehlte.

Mit diesen Erfahrungen stimmen die an Lumbriciden gemachten überein, bei denen in Verlust geratene, verhältnismäßig kurze Stücke des hinteren Körperendes nur langsam, längere, segmentreiche Strecken hingegen sehr rasch regeneriert werden. Zuweilen werden sogar längere und segmentreichere Strecken des Schwanzendes geliefert, als es die verlorenen waren, so daß die Regeneration gewissermaßen über ihr Ziel hinausschießt. Kleine, aus nur wenigen Segmenten bestehende Teilstücke aus der Körpermitte eines Regenwurms liefern sehr lange segmentreiche Regenerate in weit kürzerer Zeit als dies die Würmer tun, welche nur verhältnismäßig wenige Körperringe verloren.

Aus nur einem Körpersegment bestehende Teilstücke des marinen Anneliden *Ctenodrilus monostylos* vermögen sowohl ein Vorder- wie Hinterende neu zu bilden (Korschelt 1919) und Morgulis (1911) stellte für einen anderen Anneliden (*Podarke obscura*) fest, daß einzelne Segmente verhältnismäßig mehr als Segmentgruppen regenerieren und daß die Regeneration in um so rascherem Tempo verläuft, je kleiner das Teilstück des Wurmes ist. Die von demselben Autor an *Lumbriculus* erzielten Versuchsergebnisse führten ungefähr zu der gleichen Auffassung.

Wie verschieden die Regenerationsenergie sich in den einzelnen Körpergegenden verhält, mußte schon vorher eingehender behandelt werden, ebenso wie die Tatsache, daß sie bei Wiederholung der Regeneration eine Verstärkung erfahren kann. Es sei in dieser Beziehung auf die früheren Ausführungen verwiesen (Kap. 21 S. 564 und 573).

5. Regeneration und Ernährungszustand

Von vornherein möchte man annehmen, daß gut genährte Tiere am ehesten die Gewähr für einen normalen Verlauf der Regeneration bieten sollten, weil in ihrem Körper Kraft und Stoff zur Genüge vorhanden sein müßte, um die Schädigung durch die Verletzung zu ertragen und die letztere wieder auszugleichen. Das wird sicher auch der Fall sein; so fand Morgulis (1909), daß eine reichliche Ernährung bei den von ihm beobachteten Anneliden (*Podarke obscura*) insofern günstig auf die Regeneration einwirkt, als mehr Segmente

und längere Hinterenden gebildet werden, was bei den schlecht ernährten Würmern nicht im gleichen Maß der Fall ist. Nach den von P. Friedrich (1906) an Spinnen gemachten Erfahrungen ist der Ernährungszustand von großem Einfluß auf die Regeneration. Durch reichliche Nahrungszufuhr läßt sich die Häutung und damit auch die Regeneration beschleunigen. Bei schlechter Fütterung findet zwar noch Häutung, aber keine Regeneration mehr statt.

Für die Larven von *Rana temporaria* stellte G. Bohn (1904) fest, daß reichliche Nahrung das Wachstum begünstigt, wenn auch die Metamorphose erst später eintritt. Diese wird hingegen durch plötzlich einsetzenden Nahrungsmangel beschleunigt. Bei seinen allerdings unter ungewöhnlichen Ernährungsverhältnissen ebenfalls an Kaulquappen vorgenommenen Versuchen kam Romeis (1915) zu dem Schluß, daß die Regeneration sogar stark von dem Kräftezustand des Organismus abhängt. Je mehr dieser durch die betreffende Ernährung geschwächt wird, desto schlechter ist das Regenerationsergebnis.

Das Wachstum und die Bildung der Anlagen werden durch die abnehmende Ernährung gehemmt, während die Morphogenese weniger davon betroffen wird und die Histogenese gar nicht, meint Schmalhausen (1925). Wenn auch diesem Satz kaum in der allgemeinen Fassung zugestimmt werden kann, so scheint tatsächlich der Ernährungszustand bei manchen Tieren nur einen recht geringen, unter Umständen auch gar keinen Einfluß auf die Einleitung und Weiterführung der Regenerationsprozesse auszuüben.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß verletzte Tiere sich zurückziehen und ohne oder doch sehr verringerter Nahrungsaufnahme ihre Wunden auszuheilen suchen. Das schwer verwundete, freilebende Tier, sagt A. Bier (1917), sucht ein „Wundbett" auf. Es lagert sich an einer geschützten und verborgenen Stelle, ruht und enthält sich der Nahrung. Auch später bleibt es zur Heilung der Wunde möglichst verborgen und frißt wenig. Deshalb magert es sehr stark ab, ohne daß die Wundheilung darunter leidet, die eine gute und vollständige sein kann. Ähnlich verhalten sich die Haustiere und auch der verwundete Mensch kann lange Zeit der Nahrung entbehren, ohne daß die Wundheilung dadurch im geringsten geschädigt würde. An Magenkrankheiten leidende, deshalb operierte, äußerst heruntergekommene Personen, die geradezu verhungern und verdursten, zeigten trotzdem eine so ausgezeichnete Wundheilung wie die kräftigsten Menschen.

Wunden heilen auch an Körperteilen, die der Nerven beraubt sind und deren Ernährung durch Zugrundegehen der zuführenden Hauptgefäße auf das äußerste beschränkt ist, so daß sie sich nahe am Absterben befinden. Die Wunden heilen also bei gänzlicher Nahrungsentziehung und sie tun es trotz aller entgegenstehenden Hindernisse, sozusagen mit einer elementaren Kraft und unabhängig von sonstigen Verhältnissen.

Wie Bier mit Recht betont, erfordert die Wundheilung einen beträchtlichen Aufbau von Gewebe, für welchen das Material im Fall jener gänzlich mangelnden Ernährung auf andere Weise, also etwa durch Einschmelzen anderer Gewebe gewonnen werden muß. Diese Erscheinung tritt bei niederen Tieren ungleich viel deutlicher hervor. Planarien, die des Mundes und Vorderdarmes beraubt sind, oder Anneliden, denen der Kopf abgeschnitten wurde und die infolgedessen ernährungsunfähig sind, regenerieren umfangreiche Teile des Körpers. In noch weit höherem Maße wird dies an Teilstücken derselben Tiere klar, die aus dem Körper herausgeschnitten, aus sich heraus die fehlenden Teile zu ersetzen vermögen. Wie schon mehrfach erwähnt wurde, ist ein aus der Körpermitte eines Regenwurms stammendes, nur aus wenigen Segmenten bestehendes Teilstück befähigt, lange segmentreiche Regenerate zu bilden (Fig. 209 S. 367 und Fig. 264 S. 438), die mit allen zugehörigen Organen ausgestattet sind. Da eine Nahrungsaufnahme bei derartigen Teilstücken überhaupt nicht in Betracht kommt, muß das Material für die Ausbildung der umfangreichen Regenerate notwendigerweise dem Gewebe der alten Körperringe entnommen werden. Darüber, welcher Art Reduktions- und Regulationsvorgänge dabei stattfinden, mußte bereits vorher gesprochen werden (Kap. 12 und 13).

Die gänzliche Unabhängigkeit der Regeneration von der Ernährung wird durch das Verhalten jener Teilstücke, bei denen die Nahrungsaufnahme ausgeschlossen ist, am besten erläutert. Aber das sind Extreme, bei denen das wachsende Regenerat, welches für seine Größenzunahme und die Ausbildung der Organe die Nährstoffe unbedingt braucht, diese seiner näheren und weiteren Umgebung, also dem übrigen Körper entzieht. Letzterer erfährt eine gewisse Reduktion, indem mehr oder weniger umfangreiche Teile verbraucht, eingeschmolzen werden. Bei Medusen stellte Stockard (1909) fest, daß die nicht ernährte Scheibe bei der Regeneration der Mundarme (von *Cassiopea*) in direktem Verhältnis zu der Zunahme der Armregeneration abnimmt. Diese erfolgt geradezu auf Kosten der übrigen

Gewebe. Die Neubildung von Teilen an einem schlecht ernährten oder ernährungsunfähigen Tierkörper übt somit eine ähnliche Wirkung aus, wie wir sie schon früher bei Besprechung der Reduktionserscheinungen unter verschiedenartigen Einflüssen und gerade auch bei Hungerwirkung kennen lernten (Kap. 12 und 13).

Tiere, die sich infolge starker Hungerwirkung derartigen Reduktionszuständen nähern oder sie bereits durchmachen, werden kaum noch in der Lage sein, Regenerate hervorzubringen. Immerhin vermag der Organismus auch nach dieser Richtung viel zu leisten und L. Will (1913) sah an seinen hungernden Polypenstöckchen, welche teilweise bereits in die früher (S. 382) erwähnten Reduktionserscheinungen eingetreten waren, dennoch Neubildungs- und Umbildungsvorgänge auftreten, welche der Erhaltung des Stockes und seiner Fortpflanzung dienten. Möglich wird die erneute und wiederholte Regeneration dadurch, daß der Hydrocaulus und die Hydrorhiza, in welche sich die Weichteile bei der Reduktion zurückzogen, nach den Beobachtungen von R. Beutler (1926) Reservestoffe aufgespeichert hatten.

Daß bei Planarien, die infolge monatelangen Hungerns ihr Körpervolumen stark verringert hatten, die Regeneration langsamer als bei gut ernährten Tieren vor sich gehen würde, war zu erwarten (Lillie, Morgan). Sehr reichlich gefütterte Planarien regenerieren übrigens gar nicht besonders gut und Bardeen fand, daß die Würmer, welche einige Tage ohne Nahrung gelassen wurden, schneller regenerieren als andere, die Nahrung aufgenommen hatten, kurz bevor sie in Stücke zerschnitten worden waren. Bei seinen an ganz andersartigen Tieren, nämlich an Salamandern angestellten Versuchen sah Morgan keinen Unterschied in der Regenerationsfähigkeit gut gefütterter und ungenügend ernährter Individuen von sonst gleicher Beschaffenheit. Immerhin erwiesen sich die regenerierten Extremitäten der besser ernährten Tiere größer als die der hungernden Salamander.

Von Interesse erscheint es, daß nach den von Janda (1926) an dem Ringelwurm *Criodrilus* ausgeführten Untersuchungen die Würmer, welche monatelang gehungert hatten, nicht nur die Regeneration durchführten, sondern auch in den neugebildeten Körperteilen die Gonaden mit dem zugehörigen Genitalapparat in der früher besprochenen Weise entstehen ließen (Kap. 6 und 21). Würmer, die sieben Monate in reinem Wasser gehungert hatten,

bildeten zwar noch ansehnliche Regenerate, aber zu vollständigen Individuen von normaler Ausbildung wurden sie nicht mehr.

Im ganzen ist nach den bisher nach dieser Richtung ausgeführten, allerdings nicht umfangreichen Versuchen zu sagen, daß der Ernährungszustand der Tiere einen weit geringeren Einfluß auf die Regenerationsfähigkeit der Tiere ausübt, als man annehmen sollte und daß Regeneration nicht nur einsetzen, sondern auch durchgeführt werden kann, wenn eine Ernährungsmöglichkeit des regenerierenden Teilstückes gänzlich fehlt. Die ihm eigentümliche Bildungsfähigkeit vermag die entgegenstehenden Schwierigkeiten zu überwinden und die vollständige Durchführung der Regeneration bis ans Ende zu ermöglichen.

Wenn auch in ein etwas anderes Gebiet gehörend, dürfen die Fütterungsversuche nicht ganz unerwähnt bleiben, die mit innersekretorischen Organen, besonders an Amphibienlarven, aber auch an anderen Tieren vorgenommen wurden (Gudernatsch, Hanko, Romeis, Uhlenhuth, Pawlowsky u. a.). Zwar sind die Ergebnisse je nach der übrigen Ernährung, dem Kräftezustand, Alter, Artzugehörigkeit usw. ziemlich verschiedenartig, aber eine mehr oder weniger weitgehende Beeinflussung des Wachstums und der Regeneration ist keinesfalls zu verkennen. Bei Froschlarven wurde die stärkste Regeneration durch Ernährung mit Thymus, die geringste durch Thyreoidea erzielt. Letztere beschleunigt, erstere hemmt die Regeneration; jedenfalls beeinflussen Thymus und Thyreoidea die Entwicklung im entgegengesetzten Sinn (Romeis 1913). Zu ähnlichen Ergebnissen waren vorher Gudernatsch (1912) und nachher Uhlenhuth (1918) gelangt. Die Schilddrüsenfütterung kann anregend auf die Zellteilungs-, Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge einwirken, wie die beschleunigte Ausbildung der vorderen Extremität und des Brustschulterapparates bei Froschlarven zeigt (Romeis 1924).

Pawlowsky (1923) zieht aus seinen Fütterungsversuchen mit Thyreoidin den Schluß, daß die danach beobachtete Schwächung der Extremitäten-Regeneration und die dabei auftretenden anormalen Gebilde auf Störungen des Stoffwechsels zurückzuführen sind. Diese wirken nachteilig auf die assimilierenden und synthetischen Vorgänge ein, was jene ungünstige Beeinflussung der Neubildungen zur Folge hat.

Ausschließliche Thymusfütterung bringt Entwicklungshemmung mit sich. Im letzteren Fall dürfte es sich um Behinderung der

Entwicklungsvorgänge infolge des Fehlens der für sie nötigen Substanzen handeln, während im anderen Fall Hormonwirkung in Betracht kommt. Inwieweit bei Fütterungsversuchen Hormonwirkung anzunehmen ist, läßt sich freilich schwer sagen, obwohl vieles dafür spricht.

Die Versuche sollten zum Teil auch zur Entscheidung der Frage dienen, inwieweit jene inkretorischen Organe die Stoffe enthalten, die zum Aufbau des Körpers nötig sind (Uhlenhuth 1918 bis 1919, Romeis 1925). Dazu wurden sie auch auf wirbellose Tiere (Krebse und Insekten) übertragen, wobei weniger die Beziehung zur Regeneration als zum allgemeinen Körperwachstum in Frage kam. An Wasserasseln hatte schon Hanko (1912) festgestellt, daß der in geeigneter Weise (mittelst Durchtränken der Blattnahrung) dargebotene Extrakt der Hypophysis cerebri nicht nur das Körperwachstum in günstiger Weise beeinflußt, sondern auch die Häutung und Regeneration beschleunigt. Über die Art der hierbei wirksamen Faktoren wird die Fortführung derartiger Untersuchungen weitere Auskunft geben.

In diesem Zussmmenhang sei nochmals auf die das Wachstum anregende Wirkung anorganischer (Arsen- und Phosphor-) Verbindungen verwiesen, die besonders bei Fütterungsversuchen mit Säugetieren Verwendung fanden (Kap. 23 S. 629).

6. Regeneration und Alter

Auf der großen Bildungsfähigkeit der Tiere in den frühen Entwicklungszuständen, besonders in der Embryonalentwicklung, beruht in der Hauptsache jener Zweig der biologischen Wissenschaft, den W. Roux als Entwicklungsmechanik begründete. Soweit es in dem Rahmen des vorliegenden Buches überhaupt möglich ist, wurde auf diese Erscheinungen in dem Abschnitt eingegangen, welcher die Beziehungen zwischen Regeneration und Entwicklung behandelt (Kap. 19). Außer von der großen Bildungsfähigkeit der Embryonalstadien war dort auch von derjenigen der Larven die Rede. Es ist überhaupt zu betonen und kann überdies als eine recht bekannte Tatsache bezeichnet werden, die uns mehrfach auch bei den vorhergehenden Betrachtungen entgegentrat, daß nämlich jüngere Individuen ein größeres Regenerationsvermögen besitzen und daß dieses mit zunehmendem Alter immer mehr zurücktritt, um schließlich ganz zu erlöschen. Das ist nicht weiter überraschend und stimmt mit dem Verhalten der Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge über-

ein, mit denen die Regenerationsprozesse im allgemeinen vergleichbar sind (Kap. 19 und 20). Deshalb hat man dieses Verhalten wohl als selbstverständlich angesehen und wenig darauf geachtet. Hier und da finden sich kurze Angaben darüber, ohne weiter begründet zu sein. Junge lebenskräftige Polypenstöcke, von denen einzelne Partien entfernt werden, ergänzen diese bald wieder und liefern rascher neues Material als dies bei alten Stöcken der Fall ist. Auch an den Kolonien der Bryozoen zeigen die jüngeren Zweige eine größere Regenerationskraft als die älteren und bei Regenerationsversuchen erweisen sich die jüngeren (Frühjahrs-) Kolonien bildungsfähiger als die älteren (Spätsommer-) Kolonien (F. Otto 1921).

Auffällig erscheint es, daß nach Bardeens Angaben die Embryonen der Planarien ein geringeres Regenerationsvermögen besitzen als die ausgebildeten Tiere, bei denen es freilich sehr groß ist. Steinmann findet ebenfalls daß junge Planarien weniger gut als alte regenerieren und sich in dieser Beziehung wie völlig ausgehungerte Tiere verhalten, von denen vorher (S. 653) die Rede war.

Dagegen ist das bessere Regenerationsvermögen jüngerer gegenüber älteren Individuen aus den von Hescheler an Lumbriciden angestellten Versuchen zu entnehmen. Janda (1926) fand bei den Jungen des an und für sich ausgezeichnet regenerierenden Oligochaeten *Criodrilus* eine überraschende Regenerationsgeschwindigkeit im Unterschied zu den älteren Würmern. Aus den von Zeleny an recht verschiedenen Tieren (Medusen, Schlangensternen, Krebsen, Urodelen) vorgenommenen Untersuchungen ergab sich ebenfalls ein besseres Regenerationsvermögen der jüngeren Tiere. Bei der Regeneration der Spinnen spielt das Alter nach P. Friedrichs Beobachtungen eine ziemliche Rolle; die jüngeren Tiere regenerieren die Gliedmaßen in kürzerer Zeit und in größerem Umfang als die älteren, bei denen sich der Beinersatz hinzögert und schließlich doch kein vollständiger ist.

Die meisten derartigen Beobachtungen beziehen sich auf die von altersher für Regenerationsversuche so beliebten Amphibien. War es doch bereits Spallanzani bekannt, daß junge Salamander in ganz kurzer Zeit und in wenigen Monaten mehrmals nach einander ein oder mehrere abgeschnittene Beine zu ersetzen vermögen, während bei einem alten Salamander die Neubildung eines Beines länger als ein Jahr dauern kann.

An Froschlarven hatte Barfurth (1894) festgestellt, daß die an jungen Larven entfernten Anlagen der Hinterbeine wiederher-

gestellt werden, während die älteren Larven und die ausgebildeten Frösche die Fähigkeit der Beinregeneration nicht besitzen. A. Bauer (1905) fand, daß bei den Froschlarven die Regeneration der Hinterbeine um so leichter erfolgt, je jünger sie sind und E. Byrnes (1899) erzielte günstigere Ergebnisse in den früheren Stadien. Auch W. Kochs (1897) sah bei seinen Versuchen an Kaulquappen Barfurths Angabe bestätigt, daß die bei den jungen Larven vorhandene Fähigkeit zur Beinregeneration bald erlischt. Dies geschieht nach den Beobachtungen von P. Kammerer (1905) bei den einzelnen Anurenarten früher bei anderen später, bei *Bombinator* und *Pelobates* z. B. erst mit dem Eintritt in die Metamorphose. — Dabei wurde auch festgestellt, daß die Schwanzspitze der Anurenlarven nur so lange regeneriert wird bis die Vorderbeine erscheinen, da ja dann bald die Rückbildungserscheinungen am Schwanz einsetzen. Die Abnahme der Schwanzregeneration bei Froschlarven mit dem zunehmenden Alter wurde ebenfalls (von M. M. Ellis 1908) beobachtet.

Die Schwanzlurche regenerieren nach Kammerers Wahrnehmung sämtliche regenerationsfähige Körperteile als ausgebildete Tiere langsamer als im Larvenzustand. Der Einfluß des Alters auf die Regenerationsfähigkeit wird in sehr augenscheinlicher Weise durch das Verhalten der sogenannten neotenischen d. h. solcher Larven von Fröschen und Molchen erläutert, welche einen oder mehrere Sommer überdauern und die verlorenen Hinterbeine nicht mehr zu erneuern vermögen, obwohl dies bei den gewöhnlichen Urodelenlarven im gleichen Entwicklungszustand ohne Schwierigkeit geschieht.

Die größere Regenerationsfähigkeit in den jüngeren Entwicklungsstadien der Amphibienlarven und ihre Abnahme in den späteren Stadien geht auch aus den neueren von anderen Gesichtspunkten aus unternommenen Versuchen von L. v. Ubisch (1923), V. Hamburger (1925) und F. Bilski (1926) hervor. Der letztere Autor stellte bei Froschlarven eine steigende Empfindlichkeit gegen chemische Reizwirkung mit der Alterszunahme fest, die auf die Änderung in der Beschaffenheit des Zellplasmas zurückzuführen ist, wie dies in letzter Instanz auch für die Abnahme der Wachstums- und Regenerationsfähigkeit mit zunehmendem Alter gilt.

Die Bildungsfähigkeit der Organe und Gewebe in verschiedenem Entwicklungszustand und ihr Einfluß auf den Verlauf und die Möglichkeit der Regeneration ergab sich schon aus den älteren Versuchen von Barfurth (1891) an Axolotl-Larven. Er beobachtete, daß bei sehr jungen Larven die Neubildung der Chorda dorsalis

direkt durch die Chordazellen erfolgt, daß diese aber allmählich ihre Bildungsfähigkeit einbüßen, während diejenige der Chordascheide länger erhalten bleibt und infolgedessen die Neubildung von Chordazellen wie der skelettogenen Substanz von ihr ausgeht. Schmalhausen (1925) gelangte auf Grund seiner an Axolotl-Larven angestellten Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß die Histogenese durch das zunehmende Alter am wenigsten betroffen wird, mehr schon wird das Wachstum und am meisten die Morphogenese gehemmt.

Bei der Extremitätenregeneration der Molche machte C. Fritsch (1911) die Wahrnehmung, daß der Einschmelzungsprozeß der bei der Operation stehengebliebenen, nicht mehr verwertbaren Knochenteile bei den Larven in ungefähr drei Wochen abläuft, während er bei den erwachsenen Tritonen beinahe zwei Monate in Anspruch nimmt. Daß Wundheilungsprozesse bei jugendlichen Personen im allgemeinen rascher und günstiger verlaufen als bei alten, wissen wir von uns selbst, aber dennoch versagen sie auch im hohen Alter nicht.

In dieser Beziehung ist ein von A. Bier (1917) mitgeteilter Fall ungemein lehrreich. Eine am 12. April 1795 geborene Frau erlitt am 18. August 1895, also im Alter von 100 Jahren vier Monaten, einen Bruch des linken Oberschenkels. Im Streckverband wurde nach Verlauf von acht Wochen eine vollkommene knöcherne Heilung ohne Verkürzung des Beines erzielt. Das Bein wurde ohne wesentliche Behinderung bis zu dem am 1. Februar 1897 aus anderen Ursachen erfolgten Tod gebraucht. „Im allgemeinen wird die Heilung von Wunden und Knochenbrüchen durch kein Alter verhindert", sagt Bier dazu, höchstens erfolgt die Heilung bei Greisen langsamer als bei Jugendlichen.

Der Tatsache, daß bei den Säugetieren und Vögeln die für die Reparation in Betracht kommende Regenerationsfähigkeit stark zurücktritt, wurde schon früher gedacht (Kap. 5 S. 126); dennoch ließen sich trotz der Ungunst des Objekts an Vogelembryonen auf experimentellem Wege ziemlich umfangreiche Regenerationsprozesse einleiten, wie das Stattfinden von solchen auch aus den bei Vögeln nicht seltenen Doppelbildungen zu entnehmen ist (Fig. 263 S. 436 und Fig. 280 S. 450. Man vgl. hierzu Barfurths Darstellung der Regeneration bei Wirbeltierembryonen 1906). Besonders regenerationsfähig sind auch die Fische im ausgebildeten Zustand nicht; in der Jugend hingegen, zumal bald nach dem Ausschlüpfen vermögen sie recht beträchtliche Teile ihres Körpers zu ersetzen, wie sich auch an ihren Embryonen eine nicht unerhebliche Regeneration erzielen läßt (Fig. 103 und 104 S. 137 ff., Fig. 257 S. 431).

Endlich sei noch an Driesch früher (Kap. 13 S. 369) besprochene Versuche an Ascidien erinnert, bei denen die mittelgroßen und kleinen Clavelinen die eigenartigen Einschmelzungs- und Verjüngungsvorgänge durchmachten, um dadurch den Organismus wieder aufzubauen, während sich die Neubildungsvorgänge an den großen, also älteren Tieren auf wesentlich andere Weise vollzogen. Allerdings sind das besondere Formen der Regeneration, die sich den Regenerationsprozessen anderer Tiere nicht ohne weiteres vergleichen lassen und auch die Beziehung zu den Alterszuständen in einem anderen Licht erscheinen lassen.

Ganz besondere Verhältnisse bestehen auch bei den Tieren, welche wie die Insekten im ausgebildeten Zustand meistens nur eine recht kurze Lebensdauer, dafür aber eine lange Larvenzeit haben. Die Verhältnisse der ersteren bringen es mit sich, daß sie als fertige Tiere kaum zur Regeneration gelangen und deshalb ein nur unvollkommenes oder überhaupt kein Regenerationsvermögen besitzen, während es bei den Larven vorhanden sein kann. Die Regeneration am Larvenkörper und seinen Anhängen lernten wir von Käfern, Gradflüglern und anderen Insekten kennen (Kap. 5, 7 und 16). Wenn die Larvenperiode allmählich in die Imaginalzeit übergeht und diese länger wird, kann sich auch dieser Unterschied verwischen und das Regenerationsvermögen auf die ausgebildeten Tiere übergehen, wie man es bei manchen Insekten, besonders aber bei anderen Arthropoden, Spinnen, Tausendfüßern und Krebsen findet.

7. Regeneration und Fortpflanzungszustand

Die Beziehungen der Regeneration zur Fortpflanzung mußten in der Hauptsache wegen ihrer großen Bedeutung für die ungeschlechtliche Fortpflanzung bereits in einem früheren Abschnitt behandelt werden (Kap. 6 S. 188ff.). Doch wurde dort schon die Einwirkung regenerativer Vorgänge auf die ungeschlechtliche, wie auch auf die geschlechtliche Fortpflanzung besprochen und der Ersatz der Keimzellen bzw. der Gonaden nach ihrer Entfernung zum Vergleich herangezogen. Daher ergab sich, daß bei niederen Tieren, selbst noch bei Anneliden die Körperteile, welche die Gonaden enthalten, mit diesen neugebildet werden können, wenn sie entfernt wurden. Wegen des Ursprungs der Keimzellen erscheint eine derartige Neubildung der Gonaden von allgemeiner Bedeutung. Aber schon bei den Anneliden ist dies keine ständige Erscheinung, denn bei den meisten daraufhin untersuchten Oligochaeten ist die vordere,

mit den Geschlechtsorganen versehene Körperregion nicht regenerationsfähig, und wird sie entfernt, so bleiben die Würmer steril, wenn sie nicht überhaupt an dem Verlust der vorderen, regenerationsunfähigen Körpergegend zugrunde gehen. Die Unfähigkeit zur Gonadenregeneration erlaubt demnach die Möglichkeit der Kastration bei diesen Würmern und sie wurde denn auch ausgeführt (J. W. Harms 1910). Ähnlich wie bei höheren Tieren ergab sich bei diesen Versuchen eine Beeinflussung der äußeren Körperbeschaffenheit, d. h. der sekundären Geschlechtsmerkmale. Als ein solches wird bei den Lumbriciden das Clitellum angesehen und zwar scheint es von dem männlichen Genitalapparat beeinflußt zu werden, denn sowohl bei vollständiger, wie auch bei ♂ Kastration ging es zurück, während es bei ♀ kastrierten Würmern erhalten blieb.

Wenn die Möglichkeit zur Wiederbildung von Keimzellen bei niederstehenden Tieren noch vorhanden ist, erscheint sie bei höheren nach unserer bisherigen Kenntnis der Tatsachen gänzlich ausgeschlossen. Dies gilt auch schon für die Gliedertiere, bei denen auf künstlichem Wege oder durch das Naturexperiment die Keimdrüsen entfernt wurden, ohne daß ein Ersatz eintrat. Es sei an die bekannten Versuche von Meisenheimer (1907) erinnert, bei denen die ihrer Genitalorgane beraubten bzw. mit den Keimdrüsen des anderen Geschlechts versehenen Schmetterlingsraupen sich verpuppten und zu den Imagines entwickelten. Die etwaige Erwartung einer Beeinflussung und Abänderung der sekundären, äußeren Geschlechtsmerkmale erfüllte sich dabei allerdings nicht, denn die der Puppenhülle entschlüpfenden Schmetterlinge zeigten stets das Habitusbild des ursprünglichen Geschlechts der operierten Raupen. Sie waren weder durch die Beschaffenheit der in ihnen enthaltenen Keimdrüsen, noch durch deren Fehlen beeinflußt.[1])

Das verhält sich jedoch nicht immer so und nicht einmal bei den Arthropoden, wie die sogenannte parasitäre Kastration der höheren (zehnfüßigen) Krebse erkennen läßt. Diese werden nicht selten von Parasiten besonders Rhizocephalen (*Sacculina, Peltogaster*) befallen, die sich mit Vorliebe von der Substanz der Keimdrüsen nähren und diese dadurch stark schädigen oder gänzlich zugrunde richten. Infolge dieser auf natürlichem Wege erfolgten Kastration erfahren die bei

1) Bezüglich des genaueren Verhaltens sei auf die Darstellungen von Meisenheimer (1912) und Harms (1914), sowie auf die dort angegebene, wie auch auf die spätere Literatur des oft behandelten Gebiets der Geschlechtsbestimmung verwiesen (P. Kammerer 1912 und 1918, J. W. Harms 1922, R. Zucker 1925).

den betreffenden Krebsen (als bedeutende Scherenvergrößerung der Männchen) stark ausgeprägten sekundären Geschlechtsmerkmale insofern eine Abänderung, als die Scherenvergrößerung unterbleibt und das kastrierte Männchen dadurch dem Weibchen sehr ähnlich wird (Fig. 375). Auffallenderweise kann übrigens beim Befreien des Wirtes vom Parasiten die noch in Resten vorhandene Keimdrüse wieder aufleben, jetzt aber neben männlichen auch weibliche Keimzellen und diese womöglich in überwiegendem Maße hervorbringen, so daß der weibliche Charakter des betreffenden Krebses nicht nur durch seine äußere, sondern auch durch die innere Beschaffenheit betont wird.

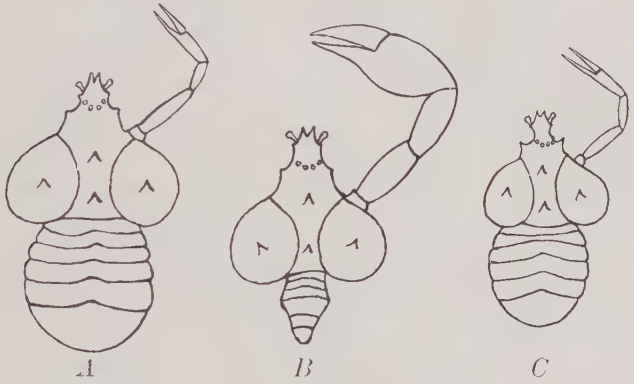


Fig. 375. *A* Erwachsenes Weibchen der Krabbe *Inachus mauretanicus*, *B* Männchen mit der großen Schere, *C* mit *Sacculina* behaftetes Männchen von weiblicher Ausbildung (nach G. Smith aus Harms 1914)

Diesem Verhalten grundsätzlich entsprechende Erscheinungen einer solchen parasitären Kastration sind auch bei anderen Tieren, so bei Insekten (Bienen, Wespen, Ohrwürmern), sowie bei Weichtieren, Stachelhäutern und Anneliden beobachtet worden. Sie erscheinen auch deshalb von Interesse, weil sie mit den schon länger bekannten Veränderungen nach Kastration von Wirbeltieren eine gewisse Übereinstimmung zeigen.

Bei den Wirbeltieren sind die sekundären Geschlechtscharaktere zum Teil recht stark hervortretend und einer experimentellen Beeinflussung leicht zugänglich. Bekannt dafür sind die Daumenschwielen der Froschmännchen. Zwar erleiden sie nach der Brunst im Frühjahr eine bedeutende Rückbildung, aber schon Ende Juli setzt ihre Neubildung wieder ein, die bis zum Herbst im wesentlichen vollendet ist (Meisenheimer 1911, Fig. 376 *A*). Wie Nussbaum

(1909) zeigte, ergibt sich nach Kastration der Männchen eine beinahe vollständige Rückbildung der Daumenschwielen; die Auftreibung des Daumens schwindet und die Drüsenfelder sind nur noch angedeutet (Fig. 376 *B*). Durch Einpflanzen von Keimdrüsenstücken (etwa in die subkutanen Lymphräume) kann die Kastrationswirkung aufgehoben und der Daumen ungefähr in seine frühere Beschaffenheit zurückversetzt werden (Fig. 376 *C*).

Zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen der Frösche gehören die verstärkten Vorderarmmuskeln der Männchen, die ihnen für das

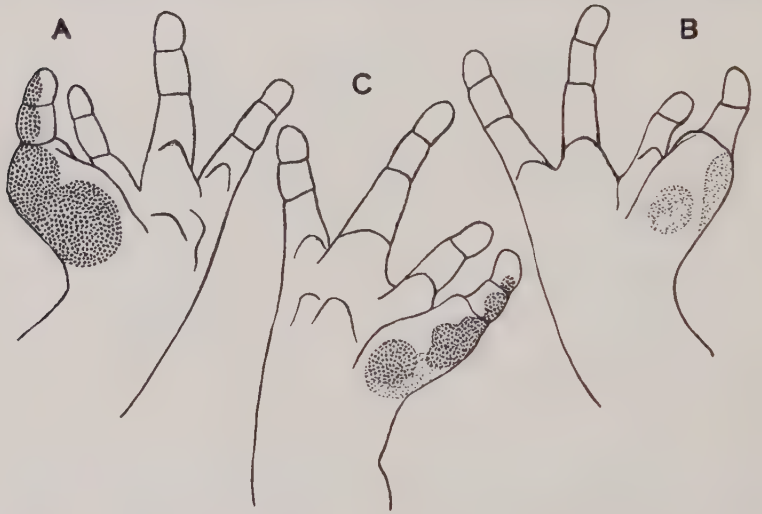


Fig. 376. *A* Hand eines normalen ♂ Frosches (*Rana temporaria*) mit Daumenschwiele, 21. Oktober 1910, *B* eines im September 1909 kastrierten ♂ am 21. Oktober 1910, *C* eines im Januar 1910 kastrierten, im Herbst 1910 mit Hodenimplantation versehenen ♂ am 21. Oktober 1910 (nach Meisenheimer)

festere Umklammern der Weibchen bei der Begattung nützlich sind. Auch dieses Verhalten ändert sich durch die Kastration, indem die Muskeln schwächer werden und sich von denen der Weibchen kaum noch unterscheiden (M. Nussbaum). Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Schwanzlurchen, indem die Rückenkämme der Tritonenmännchen nach der Kastration nicht mehr zur Ausbildung gelangen (G. Bresca 1910, J. W. Harms 1914).

Bei den Vögeln unterliegt die Beeinflussung ihrer besonders stark ausgeprägten Geschlechtsmerkmale einer recht verschiedenen Beurteilung und in der Tat scheint die Wirkung der Kastration bei

ihnen eine recht verschiedenartige zu sein. Die sogenannte Hahnenfedrigkeit (Arrhenoidie) alter Vogelweibchen, deren Keimdrüsen stark zurückgebildet sind und deren Gefieder, Habitus ebenso wie die Lebensgewohnheiten einen entschiedenen Übergang zum männlichen Geschlecht zeigen, scheint anzuzeigen, daß gerade bei den Vögeln durch Kastration ähnliche Erscheinungen ausgelöst werden sollten, wie sie sich bei den Amphibien ergaben. Zum Teil trifft das auch zu, indem Kämme, Bartlappen und Ohrscheiben der Kapaune klein bleiben, zuweilen sogar kleiner als bei den Hennen. Die Sporen hingegen werden nicht beeinflußt und ebensowenig die geschwungenen Schwanzfedern wie das übrige männliche Gefieder. Dieses kehrt auch bei der Mauser regelmäßig wieder. Das gleiche wie für die Hühner gilt auch für Enten, deren Federkleid durch die Kastration keine Veränderung erfährt und auch nach jeder Mauserung der Erpel dasselbe bleibt, obwohl die weiblichen Enten im hohen Alter zu ausgesprochener Arrhenoidie neigen. Andererseits scheint aber doch auch durch Kastration eine Abänderung der Befiederung und des Habitus bewirkt werden zu können. Es mag sein, daß sich dies nach Rassen und Arten verschieden verhält, wie gewiß eine stichhaltige Beurteilung der einzelnen Fälle darunter leiden dürfte, daß die Sicherheit einer wirklich vollständigen Kastration (ohne Zurückbleiben von Keimdrüsenresten) kaum gewährleistet ist (Sellheim, Goodale, Poll, Harms, A. Brandt 1925).

Zu den bekanntesten, als Folgen der Kastration auftretenden morphologischen Abänderungen gehören diejenigen, welche das Geweih kastrierter Hirsche erfährt. Werden junge Tiere kastriert, die noch keine Stirnzapfen zur Ausbildung brachten, so unterbleibt die Entwicklung des Geweihs; erfolgt die Kastration an Tieren mit ausgebildetem Geweih, so wird dieses abgeworfen. Zwar wird ein neues Geweih gebildet, aber es bleibt viel kleiner und ist unregelmäßig gestaltet, nicht selten krüppelhaft und stark mißbildet. Gefegt wird es nicht und auch nicht abgeworfen, wodurch an dem dauernd von Bast bedeckten Geweih jene Wucherungen entstehen, die zu den höchst umfangreichen Mißbildungen führen, die man bei den Rehböcken als Perückengeweih kennt (Fig. 377). Wenn auch die Mißbildungen des Geweihs der Cerviden mit irgendwelchen Verletzungen am Körper im Zusammenhang stehen oder andere Ursachen haben können, so liegt doch gerade in diesem Fall die Beeinflussung eines sekundären Geschlechtsmerkmals durch die Keimdrüsen besonders klar zutage.

Beeinflussungen der morphologischen und physiologischen Geschlechtsunterschiede durch die Beschaffenheit oder den Wegfall der Keimdrüsen sind bei den Säugetieren wie beim Menschen auch sonst in erheblicher Zahl bekannt und konnten zum Teil durch Zuführung von Keimdrüsensubstanz, wenn nicht dauernd so doch zeit-

Fig. 377. Perückengeweih eines in der Gefangenschaft kastrierten Rehbocks. Die mächtigen, Stirn- und Scheitelgegend einnehmenden Wucherungen verlängern sich in lange zu beiden Seiten der Schnauze herabhängende Wülste (nach J. W. Harms 1914)

weise, behoben werden; eine mit der inneren Sekretion zusammenhängende, heute viel besprochene Frage, auf die im nächsten Abschnitt noch kurz zurückzukommen sein wird. Hier können diese Erscheinungen überhaupt nur mehr gestreift werden, eingehendere Behandlung finden sie bei Rörig, C. Herbst, Tandler und Gross, Harms, Steinach, Lipschütz, A. Brandt u. a.

Hier interessiert besonders die Frage, wie sich die Regenerationsvorgänge beim Verlust der Keimdrüsen verhalten. Wie angegeben wird, sollen Hähne die abgeschnittenen Bartlappen und Kämme ergänzen, während Kapaune dies nicht tun. Die naheliegende Vermutung, daß bei sonst regenerationsfähigen Tieren nach Entfernen der Keimdrüsen der Ersatz verlorener Teile in weniger vollständiger Weise oder überhaupt nicht erfolgen würde, scheint durch die Tatsachen nicht bestätigt zu werden, soweit dies aus den vorliegenden Angaben zu entnehmen ist. Wenn Tornier kastrierten Molchweibchen eine oder beide Hintergliedmaßen abschnitt, so regenerierten sie diese in derselben Zeit und auf ebenso normale Weise wie diejenigen Tiere, die in ihrem Genitalsystem nicht gestört waren.

Eine Beziehung zwischen Regenerationsfähigkeit und Fortpflanzungszustand kann sich auf die Weise zeigen, daß bei Tieren, die sonst durch ein großes Regenerationsvermögen ausgezeichnet sind, dieses mit dem Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung stark zurückgeht, wie Harper dies bei einem limikolen Oligochaeten (*Stylaria lacustris*) beobachtete. Von den Beziehungen der Regeneration zu der ungeschlechtlichen Fortpflanzung war schon vorher die Rede (Kap. 6 S. 188ff.) und soweit es zu den Aufgaben dieses Buches gehört, auch von denjenigen der letzteren zu der geschlechtlichen Fortpflanzung (S. 198ff.). Daß beide in engen Beziehungen stehen und doch auch sich zeitweise ausschließen können, wodurch ein Wechsel beider zustande kommt, ist eine bekannte Tatsache, ebenso daß einzelne Tiere wie die *Protohydra* unter den Coelenteraten, *Lumbriculus* und *Ctenodrilus* unter den Anneliden sich durch lange Zeiträume ausschließlich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen (Korschelt 1919 und 1926). Damit steht dann auch ein starkes Überwiegen der Regenerationserscheinungen im engen Zusammenhang.

Wie bei den Anneliden pflegt auch bei den mit der Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung ausgestatteten Turbellarien, besonders bei den Microstomiden, zurzeit der Teilung die geschlechtliche Fortpflanzung zurückzutreten oder es findet das Umgekehrte statt. Wir wissen jedoch, daß dies durchaus nicht immer der Fall zu sein braucht, sondern Tiere, die sich im geschlechtlichen Zustand befinden, können sich auch auf ungeschlechtlichem Wege vermehren, wie dies bei den Hydroidpolypen, Bryozoen und Tunicaten geschieht. Allerdings pflegt es sich dann um die Bildung von Knospen an den

gleichzeitig mit Geschlèchtstieren versehenen Stöcken, also um Koloniebildung zu handeln, doch kann selbst das Einzeltier gleichzeitig der geschlechtlichen wie ungeschlechtlichen Fortpflanzung obliegen und im Zusammenhang damit, aber auch ohnedies ein ausgeprägtes Regenerationsvermögen besitzen. Unsere Süßwasserpolypen bieten

Fig. 378. Längsschnitt einer *Hydra* mit Knospe (*kn*), mehreren Hoden (*t*), einem Ovarium (*ov*), Mund (*m*), Tentakel (*te*) und Fußplatte (*fp*)

ein vortreffliches Beispiel dafür (Fig. 378), wenn zwar im allgemeinen auch sie es vorziehen, zu gewissen Zeiten entweder auf die eine oder die andere Weise sich fortzupflanzen.

Wie schon vorher in mancher anderer Beziehung drängt sich hier wieder der Vergleich mit den Pflanzen auf, von denen bereits

wiederholt zu betonen war, daß sie gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten der Tiere auch im erwachsenen und geschlechtsreifen Zustand durch den Besitz embryonaler, bildungsfähiger Zellen und Zellenkomplexe ausgezeichnet sind, die sie zum Hervorbringen vieler, oft höchst umfangreicher Neubildungen bis ins hohe Alter hinein befähigen.

Im Hinblick auf die vorhergehenden Betrachtungen erscheint es bemerkenswert, daß die Art der Neubildungen von dem Zustand abhängen kann, in welchem sich die Pflanze oder der Pflanzenteil befindet, von dem sie ausgehen. Sehr lehrreich sind in dieser Beziehung die von GOEBEL an *Achimenes*, einer Gesneriacee angestellten

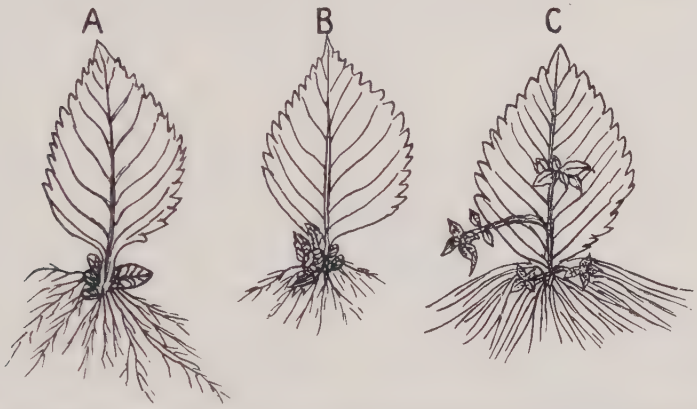


Fig. 379. Blätter von *Achimenes Haageana* (Gartenhybrid) als Blattstecklinge, *A* und *B* vom Ende der Vegetationsperiode mit Adventivsprossen in Form von Zwiebeln und kleinen Laubblättern, *C* vom Anfang der Vegetationsperiode mit Laubsprossen an der Basis und Blattspreite (nach GOEBEL)

Versuche. Blattstecklinge dieser Pflanze, welche am Anfang der Vegetationsperiode hergestellt werden, bilden blattragende Adventivsprosse, die nach einiger Zeit zur Blattbildung schreiten (Fig. 319 *C*). Weit früher tun dies in vielen Fällen solche Adventivsprosse, die an Blättern entstanden, welche von blühenden Pflanzen herstammen und nun ihrerseits sehr bald zum Blühen kommen (Fig. 380). Werden aber Blätter von Pflanzen verwendet, die am Ende ihrer Vegetationsperiode stehen, so bilden sich die Adventivsprosse zu den dieser Pflanze eigentümlichen Zwiebelsprossen aus, die zum Überwintern dienen und am Abschluß der alljährlichen Entwicklungszeit aufzutreten pflegen (Fig. 379 *A* und *B*). Außerdem fehlt es nicht an Übergängen von den Laubsprossen zu diesen Gebilden (Fig. 379).

Ungefähr der gleiche Erfolg konnte auch mit Blättern von ein und derselben Pflanze dadurch erzielt werden, daß die Blätter aus ihrer Blütenregion oder unten von der Basis genommen wurden. Im ersteren Fall gelangten die Sprosse der *Achimenes*blätter nach Goebels Beobachtung früher, im letzteren Fall erst später zum Blühen. Ähnlich verhalten sich die Blattstecklinge anderer Pflanzen z. B. der Begonien. Daß die Stellung, welche der betreffende Pflanzenteil an der Pflanze, von der er herstammt, eingenommen hatte, auf die Art seiner weiteren Ausbildung mitbestimmend ist, ergab sich aus den

Fig. 380. Gartenbastard von *Achimenes Haageana*. Blattsteckling von einer blühreifen Pflanze; der Adventivsproß an der Basis ging sofort zur Blütenbildung über (nach Goebel 1898)

von H. Winkler an der Passionsblume angestellten Versuchen. Die vom Stamm abgelösten, für sich eingepflanzten gelappten Folgeblätter der *Passiflora coerulea* bringen Adventivsprosse hervor, die früher zur Bildung von Folgeblättern übergehen, als Adventivsprosse, die aus den einfachen, ungeteilten Primärblättern derselben Pflanze entstanden.

Überhaupt sind bei manchen Pflanzen nur die jungen bildungsfähigen Primärblätter in der Lage Adventivsprosse zu liefern, während die später entstehenden Blätter diese Fähigkeit verlieren. Ganz allgemein kann der Einfluß des Zustandes der Mutterpflanze auf das Verhalten ihrer Organe bei der Regeneration soweit gehen,

daß mit dem Erreichen eines gewissen Entwicklungszustandes der Mutterpflanze die Regenerationsfähigkeit ihrer Organe völlig erlischt, wie Winkler (1913) es ausdrückt. Dieses Verhalten steht in Parallele zu den Erscheinungen, welche wir vorher beim Besprechen der Beziehungen zwischen Regeneration und Altern der Tiere kennen lernten (S. 655ff.).

8. Organ- und formbildende Stoffe, Hormone, Wundhormone und Inkrete

Der Gedanke, daß die Neubildungen am Körper durch gewisse dafür bestimmte Stoffe hervorgerufen wurden, geht schon weit zurück und taucht, wenn auch in mannigfach gewandelter Form, immer wieder von neuem auf. Als Bonnet (1745) bei seinen Regenerationsversuchen an Regenwürmern sah, daß diese Tiere sowohl einen neuen Kopf wie Schwanz zu bilden vermögen, dachte er an Bildungsstoffe, die nach Art von Saftströmen an den Ort gebracht werden, wo sie die Neubildung hervorrufen sollen, für welche die Anlagen bereits vorhanden sein können und dann zur Ausbildung angeregt werden, im Fall der Regenwürmer am Vorderende zur Kopfbildung, am Hinterende zur Schwanzbildung.

Wenn sich die Annahme form- und organbildender Stoffe bei den Tieren kaum über den Wert einer bloßen Vermutung erhoben hatte, so lag es bei den morphologischen bzw. strukturellen und physiologischen Verhältnissen der Pflanzen weit näher, an das Vorhandensein solcher Bildungsstoffe zu denken, welche Vorstellung ihres Transports in bestimmten Richtungen und nach bestimmten Stellen, an denen sie zur Verwendung kommen sollen, durch die im Pflanzenkörper ohnedies bestehenden Strömungen sehr erleichtert wird. Die Vorstellung vom Vorhandensein organbildender Stoffe im Pflanzenkörper knüpft sich vor allem an den Namen von Sachs, der die sproßbildenden Stoffe aufwärts und die wurzelbildenden Stoffe abwärts in der Pflanze sich bewegen läßt. Dieser Strom von Bildungsstoffen steht somit im engen Zusammenhang mit den Erscheinungen der Polarität, weshalb schon bei deren Behandlung darauf bezug zu nehmen war (Kap. 17 S. 502). Dort hielten wir uns besonders an die von Goebel vertretene Anschauung, welche sich zwar an diejenige von Sachs anlehnt, sie aber mehr mit den Organisationsverhältnissen der Pflanze in Einklang bringt.

Nach Goebels Auffassung steht die Ausbildung der Teile am Pflanzenkörper in enger Beziehung zu dem Verhalten der Nähr-

und Baustoffe. Somit ist die Polarität bei der Regeneration von Sprossen und Wurzeln „der Ausdruck der in der Pflanze vorhandenen Baustoffverteilung. Sobald ein Sproßpol und ein Wurzelpol induziert sind, verteilen sich, da diese als Anziehungszentren wirken, auch die Baumaterialien so und werden die Leitungsbahnen so ausgebildet, daß gegen den Sproßpol die für die Sproßbildung erforderlichen, gegen den Wurzelpol hin die für die Wurzelbildung geeigneten überwiegen.“ Welche wichtige und ausschlaggebende Bedeutung den Saftströmen in der Pflanze für die Sproß- und Wurzelbildung zugeschrieben wird, ergibt sich aus den erst unlängst angestellten Versuchen von J. Löb (1924), die bereits in einem früheren Abschnitt (S. 503) eingehender besprochen wurden.

Die von den Regenerationsversuchen an Tieren ausgegangene Hypothese der formbildenden Stoffe kehrte auf dem Umweg über die Pflanzen wieder zu ihnen zurück, als J. Löb (1891) sie auf die Regenerationsvorgänge der Hydroidpolypen übertrug und die Neubildungen der Polypenköpfchen (Hydranthen) durch die Ansammlung eines solchen formbildenden Stoffes an bestimmten Stellen des Stammes erklärte. Dieser „hydranthenbildende rote Stoff“ der *Tubularia* hat eine ziemliche Rolle gespielt und auch Driesch (1900 bis 1901) war nicht abgeneigt, ihm eine wenn nicht qualitative so doch eine quantitative Bedeutung bei der Hydranthenbildung zuzuschreiben. Andere allerdings, wie Morgan (1901), Stevens (1902) und E. Godlewski (1904) erklären sich dagegen. Morgan tut dies sogar in sehr entschiedener Weise, da nach seiner Beobachtung das rote Pigment zwar nach dem Ort der späteren Köpfchenbildung hingeführt wird, aber längst ehe diese beginnt, geschwunden ist, so daß nach seiner Meinung ursächliche Beziehungen zwischen dem roten Stoff und der Hydranthenbildung nicht bestehen. Das in den jungen Köpfchen auftretende rote Pigment ist eine Bildung für sich und hat nichts mit dem im Stamm vorhandenen roten Stoff zu tun, welcher schon vorher verbraucht wurde und nach Stevens sogar von dem Zerfall der Entodermzellen herrühren, also nur eine Degenerationserscheinung darstellen soll. Die Vermutung liegt übrigens nahe, daß der vermeintliche Bildungsstoff zu den Reservestoffen gehört, welche nach R. Beutler (1926) im Hydrocaulus angehäuft werden (S. 382). Dazu würde stimmen, daß dieser Stoff sich an den Stellen in größerer Menge findet, an denen eine Hydranthenbildung erfolgen soll, wobei er dann direkt oder indirekt aufgebraucht wird.

Das Nichtvorhandensein der „Bildungsstoffe“ mit unbedingter Sicherheit behaupten zu wollen, ist eine mißliche Sache, ebenso wie sie sich mit Bestimmtheit kaum nachweisen lassen und auch nicht nachgewiesen sind. Wenn von Janse (1906) für *Caulerpa prolifera* angegeben wurde, daß nach Verletzungen eine besondere Plasmaart auftrete, so bestehen von vornherein erhebliche Bedenken. Dieses weißlich trübe Meristemplasma sollte sich von dem übrigen grünen, weil chlorophyllführenden Protoplasma abspalten und zu den Neubildungen Veranlassung geben, welche infolge der stattgefundenen Verletzung nötig werden (S. 510). Durch die in den Zellen vorhandenen Strömungen würde es nach den Wundstellen hingeführt, um sich hier anzusammeln, worauf die Neubildung vor sich geht. Bemerkenswert ist dabei der Einfluß der Verwundung und des Substanzverlustes auch insofern, als durch sie die Stromrichtung in der Zelle verändert und gegen die Wundstelle hingeleitet wird. Wenn in Wirklichkeit Bildungsstoffe vorhanden wären, so erschiene ihre Hinleitung an die rechte Stelle dadurch ohne weiteres gegeben.

Was für die Zelle gilt, erscheint auch für den Körper vielzelliger Pflanzen als das gegebene, d. h. bei dem Ersatz verloren gegangener Sprosse und Wurzeln erfolgt eine dadurch bedingte Verteilung des Baumaterials durch den Transport von Substanzen verschiedener Art in der Richtung der beiden Pole ganz im Sinn der oben erwähnten Darlegungen von Goebel (1905). Der Verlust eines ansehnlichen Teils wird auch bei den höheren Pflanzen den Zustrom nach der Wundstelle wenn nicht veranlassen, so doch verstärken; infolge des durch die Verwundung und den Substanzverlust ausgeübten Reizes werden neue Bildungsstoffe herbeigeführt und durch Zellvermehrung an der Wundstelle neue Elemente für den Wiederaufbau des Verlorenen geliefert. Doch führen diese Betrachtungen erneut zu den Vorgängen der Wundheilung und den auf sie folgenden Regenerationsprozessen, wie auch zu den Erscheinungen der Polarität hin, weshalb auf die frühere Behandlung dieser für das Regenerationsproblem so wichtigen Fragen zu verweisen ist (Kap. 9 und 17).

Die Wahrscheinlichkeit, daß es im Körper der Tiere und Pflanzen gewisse Stoffe gibt, welche anregend auf das Wachstum und andere Vorgänge einwirken, hat sich in neuerer Zeit durch eine große Zahl von Untersuchungen immer mehr verstärkt, ja es hat sich ein eigener Zweig der biologischen Wissenschaft, die Lehre

von der inneren Sekretion daraus entwickelt. Ehe wir auf dieses, für die tierischen Organismen bereits höchst umfangreiche Gebiet eingehen, soweit das hier überhaupt durchführbar ist, seien im Anschluß an die soeben behandelten Erscheinungen einige Vorgänge im Pflanzenkörper herangezogen, die sich mit den bei den Tieren als innere Sekretion angesehen bis zu einem gewissen Grade vergleichen lassen.

Zunächst handelt es sich dabei um Vorgänge, von denen anzunehmen ist, daß sie sich in das gewöhnliche physiologische Geschehen am Pflanzenkörper einfügen, wenn sie auch nur an einzelnen seiner Teilstücke festzustellen waren. Letzteres geschah durch G. Haberlandt (1913/14) in der Weise, daß kleine Gewebsplättchen aus dem Mark der Kartoffelknolle herausgeschnitten wurden, um an ihnen festzustellen, daß Zellteilungen nur dann auftreten, wenn sie ein Teilstück eines Leitbündels oder zum mindesten Siebröhren mit deren Geleitzellen enthalten. Fehlten diese Gewebsteile in den Plättchen, so ließen sich dennoch Zellteilungen in ihm hervorrufen, wenn ein bündelhaltiges Gewebsstück in enge Berührung damit gebracht wurde. Haberlandt folgerte aus diesem Verhalten, daß die Leitbündel oder Siebröhren einen Reizstoff absondern, der in Verbindung mit dem Wundreiz die Zellen des Knollenparenchyms zur Teilung veranlaßt. In etwas anderer Beziehung spricht auch J. Löb (1924) von Hormonen, die in dem aufsteigenden und absteigenden Saft der Pflanze enthalten sind und je nachdem zur Ausbildung der Sprosse und Wurzeln Veranlassung geben.

Ähnliches wie von Haberlandt für die Kartoffelknolle festgestellt wurde, gilt für verschiedene andere Pflanzen und Pflanzenteile, z. B. für kleine Gewebsstückchen aus der Kohlrabiknolle, sowie aus dem Stengel von *Althaea* und *Sedum*, desgl. für Blattstückchen von *Peperomia*, bei denen ebenfalls bündellose Plättchen keine Zellteilungen zeigten, wohl aber zu diesen schritten, wenn sie mit bündelhaltigen Gewebsteilen in Berührung kamen (Fig. 381 Lamprecht 1918).

Da es sich in allen diesen Fällen um zerschnittene Pflanzenteile handelt, läßt sich nicht entscheiden, ob tatsächlich die Gefäßbündel formbildende bzw. Reizstoffe mit sich führen oder ob eine andere, ebenfalls durch Haberlandts Untersuchungen (1913—22) festgestellte Reizwirkung in Frage kommt, nämlich die seiner „Wundhormone“. Das sind eigentlich keine in der Pflanze vorgebildet vorhandenen, sondern solche Stoffe, die infolge der Verletzung als

Zersetzungs- und Abbauprodukte in geschädigten und absterbenden Zellen entstehen. Kommen diese Stoffe mit anderen Zellen und Gewebsteilen in Berührung, so vermögen sie bestimmte physiologische Vorgänge, besonders auch Zellteilungen auszulösen, daher die Bezeichnung als „Teilungshormone". Der Vorgang selbst, wie die Methode zu seinem Nachweis wurde schon früher dargestellt (Fig. 40 und 41 S. 61), worauf hier verwiesen werden darf.

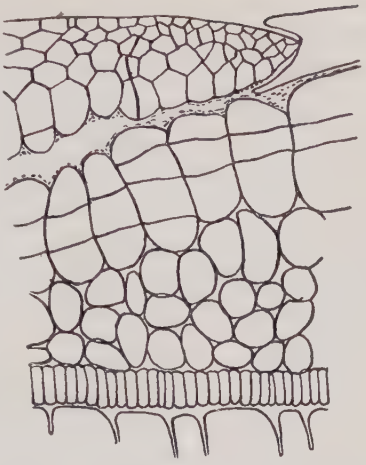


Fig. 381. *Peperomia incana;* Auflegen eines bündelhaltigen auf ein bündelloses Blattstück (homoplastische Transplantation) zur Erregung von Zellteilungen in der Unterlage, die sich in ihr zahlreich einstellten (mit tangentialen Wänden); im oberen Stück drei Zellen in Teilung mit radial gestellten Wänden, senkrecht, nicht parallel zur Oberfläche (nach W. Lamprecht 1918)

Haberlandts Lehre von der Wirkung der Wundhormone zum Anregen von Zellteilungen fand von verschiedenen Seiten Bestätigung (W. Lamprecht 1918, H. Reiche 1924, Nakano 1924, F. Brieger 1924). Bei den Versuchen von H. Reiche wurde Gewebssaft verwendet, der durch Zerreiben frischer Pflanzenteile gewonnen wurde und teils filtriert, teils unfiltriert Verwendung fand, so daß er noch

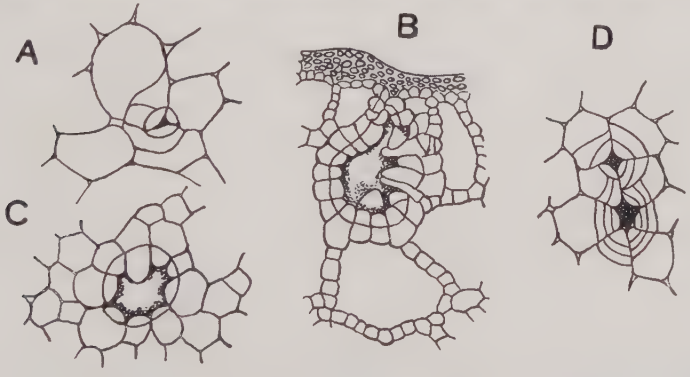


Fig. 382. Zellteilungen in der Umgebung der mit Gewebssaft injizierten Spalträume; *A* Interzellularraum in einem etiolierten Sproß von *Solanum tuberosum*, *B* und *C* injizierter Luftkanal des Rindengewebes und Marks von *Gratiola officinalis*, *D* Teil eines Blattquerschnittes von *Nymphaea dentata*. Die Injektionsmasse (der Gewebssaft) in den Interzellularräumen ist dunkelkörnig dargestellt (nach H. Reiche 1924)

Zelltrümmer enthielt. Dieser Gewebssaft wurde mit einer Injektionsspritze in Planzenteile eingebracht, die möglichst reich an Interzellularräumen sind. Dabei ergab sich eine ähnliche Wirkung, wie Haberlandt sie durch Aufstreichen des Gewebsbreis erzielt hatte (Fig, 40 und 41 S. 61ff.), indem die in der Umgebung der mit Gewebssaft angefüllten Interzellularspalten befindlichen Zellen in lebhafte Teilung eintraten. Einige auf verschiedene Pflanzen bezügliche Beispiele sollen dies erläutern (Fig. 382 *A—D*). Auch die Untersuchungen von Nakano (1924) und Brieger (1924) führten zu ähnlichen Ergebnissen, wenn auch im einzelnen gewisse Bedenken obwalten.

Es ist durchaus begreiflich, daß die Lehre von der zellteilungsanregenden Wirkung der „Wundhormone" auch auf Widerspruch stieß. Bei der marinen Alge *Sphacelaria* sah man nach Verletzung nicht eine Beförderung sondern eine Verzögerung der Zellteilungen eintreten (W. Zimmermann (1923). Auch E. Schilling (1924) ist nach seinen an Flachs- und Hanfpflanzen angestellten Versuchen zu der Überzeugung gelangt, daß bei den nach Verletzung zur Wiederherstellung eintretenden Zellteilungs- und Wachstumsvorgängen die Wundhormone keine Rolle spielen. Eher möchten es die infolge der Verletzung eintretenden Änderungen des Stoffwechsels und Stofftransports sein, d. h. Störungen in der Assimilation, Respiration und Mineralstoffzufuhr wie in der sonstigen Stoffleitung, also Korrelationshemmungen, durch welche die Gewebe in ihren Wachstums- und Zellteilungsverhältnissen beeinflußt werden. Übrigens lassen sich rege Wachstums- und Zellteilungsvorgänge durch bloßes Bestreichen von Pflanzenteilen ohne jede Verletzung, d. h. in der Hauptsache durch Transpirationshemmung hervorrufen (Schilling).

Heitz und Linsbauer vermochten sich von einem besonderen Einfluß der Wundhormone bei ihren Versuchen an Laub- und Lebermoosen, sowie Farnprothallien ebenfalls nicht zu überzeugen. Linsbauer (1926) denkt daran, daß im normalen Zellverband eine Diffusion in „umgekehrter Richtung", d. h. von den Dauerzellen zum Meristem verlaufen könne, so daß die Meristeme als Attraktionszentren für die Stoffe dienen, die zu den in ihnen vor sich gehenden Synthesen erforderlich sind, aber von den Dauerzellen produziert werden. Das brauchen aber keine „Bau- oder Reizstoffe", sondern können auch „Schutzstoffe" sein. Solche Schutzstoffe wären auch im Bereich der embryonalen Zellen denkbar. Deshalb braucht der Anstoß zur Wiederaufnahme von Zellteilungen in mechanisch oder physiologisch

isolierten Zellen oder Zellgruppen nach der Meinung von Linsbauer nicht auf der Wirkung von Hormonen oder von außen zugeführten Teilungsstoffen zu beruhen, sondern auf einer Anreicherung der zwar darin gebildeten aber zu den embryonalen Zellen abgeleiteten Stoffen. Darunter könnten sich auch Schutzstoffe und Wachstumsregulatoren von Hormoncharakter befinden.

Ohne die Wirksamkeit von Teilungshormonen als Ergebnis der Haberlandtschen Versuche beanstanden zu wollen, sieht A. Gurwitsch (1924) diesen Faktor nicht als den alleinigen an, sondern sucht die Anregung zum Vollzug der Zellteilungen auf ganz andere Weise zu erklären. Mit Übertragung zeitgemäßer Anschauungen der physikalischen Strahlenlehre auf das biologische Problem nimmt Gurwitsch einen „Teilungsfaktor" an, der als oszillatorischer Prozeß aufzufassen ist und sich nicht nur innerhalb des pflanzlichen oder tierischen Gewebes, sondern auch außerhalb desselben im freien Raum fortzupflanzen vermag. Durch die Ausstrahlung des mitotischen Faktors können Mitosen induziert werden, zur Erläuterung welchen Vorgangs die Pflanzenwurzel (z. B. einer Zwiebel) als geeignetes Objekt gewählt wird. Die von der, Mitosen enthaltenden Wurzelspitze ausgehende Strahlung vermag in einer (durch Narkose mitosenleer gemachten) Wurzel, an welche die andere 1—2 mm angenähert wurde, die mitotische Teilung der Zellen hervorzurufen, welcher Versuch von Gurwitsch beschrieben und als überzeugend angesehen wird. Mit F. Weber (1924) muß man sagen, daß die absolute Neuartigkeit dieser Auffassung ihr Einfügen in das bisherige Erkenntnisgebiet, wie auch die ganze Beurteilung ungemein erschwert, zum mindesten aber den exakten Nachweis weiterer derartiger Erscheinungen verlangt. Übrigens hat F. Weber der Frage nach der Bedeutung der Wundhormone im Zusammenhang mit der Theorie der Meristembildung eine zusammenfassende Darstellung gewidmet, auf die als eine eingehendere Behandlung dieser Dinge noch besonders verwiesen sei.

Mit Recht wurden wegen des Vergleichs der bei den Pflanzen als Hormone bezeichneten Bildungsstoffe mit den Hormonen oder Inkreten der Tiere gewisse Bedenken geäußert. Die Inkrete rühren von drüsenartigen Geweben und Organen her, von denen sie in die Lymph- und Blutbahnen abgegeben werden. In diesem Sinn kann von „Hormonen" bei den Pflanzen kaum gesprochen werden. E. Küster (1925) betont, daß die Organe der Pflanze, auch hin-

sichtlich des Stoffwechsels einander viel zu ähnlich sind, wie auch ihre (experimentell leicht erweisbare) Unabhängigkeit von einander viel zu weit verbreitet ist, als daß Hormone von der physiologischen und pathologischen Bedeutung derjenigen der Tiere im Pflanzenkörper zu vermuten wären.

Wenn es zutrifft, daß so wie oben beschrieben, von den Leitbündeln Stoffe ausgehen, die zellteilungsanregend wirken, so ist jedenfalls hinsichtlich der Wirkung eine Übereinstimmung mit den animalischen Hormonen vorhanden, obwohl die Herkunft der Säfte dunkel bleibt. Aber in dieser Hinsicht sind wir auch bei den Tieren nicht gerade verwöhnt und die Möglichkeit besteht, daß noch andere Gewebe als diejenigen der eigentlich inkretorischen Organe irgendwelche Bildungsstoffe (Hormone) abgeben, die irgendwie auf die Organe des Tierkörpers einwirken. Ähnliche Möglichkeiten sind schließlich auch dem Pflanzenkörper nicht abzustreiten und eine davon bestände eben in jener Fähigkeit der Leitbündel.

Die „Wundhormone" der Pflanzen sind freilich anderer Natur, denn bei ihnen handelt es sich nicht um Stoffe, die normaler Weise im Verlauf des physiologischen Geschehens vom Organismus in seinen Zellen und Geweben erzeugt werden, sondern um „Nekrohormone", die als Zerfallsprodukte absterbender Zellen infolge irgendwelcher, nicht vorhergesehener, gewaltsamer Eingriffe entstehen. Jedoch kommt auch ihnen die höchst eigenartige anregende Wirkung zu und indem man auf diese das Hauptgewicht legte, wurde gerade der Vergleich mit den im ganzen recht rätselhaften vegetabilischen und animalischen Bildungs- bzw. Reizstoffen gezogen, der auch den ersteren zu dem Namen „Hormone" verhalf. Die Möglichkeit, daß durch Verletzung von Zellen und Gewebe derartige Stoffe (Wundhormone) entstehen, ist gewiß auch bei den Tieren vorhanden, so nimmt A. Bier (1917) an, daß durch Verletzungen verschiedener Art z. B. Trennungen, Quetschungen, durch zu hohe oder zu niedere Temperatur, durch Lichtwirkung, Elektrizität, chemische Mittel usw. Gewebsteile geschädigt werden und zum Absterben kommen. Diese zersetzen sich und stellen Abbaustoffe dar, die als „Hormone" in Tätigkeit treten. Das wären also wie bei den Pflanzen Hormone, die nicht wie die eigentlichen Hormone (Inkrete) durch innere Sekretion besonderer Organe entstehen. Diese am Ort der Verletzung entstandenen „Wundhormone" wirken (nach Biers Annahme) teils in der nächsten Umgebung, teils aber auch auf weitere Entfernung, indem sie in die Lymph- und Blutbahnen und

durch diese zu anderen Organen gelangen, um dort anregend auf die Beschaffung von Baumaterialien für die Regeneration zu wirken. Als erste damit im Zusammenhang stehende Reaktion zeigt sich die Hyperämie, als zweite Hormonwirkung der Abbaustoffe die Fiebersteigerung und als dritte Reaktion die allgemeine Leukocytose (A. Bier). Das sind Erfahrungen, die auf Beobachtungen am erkrankten Menschen beruhen, sich jedoch bei verwandten Tieren ähnlich verhalten dürften.

Die Wirkung der eigentlichen, wegen ihrer Entstehung als Produkte der inneren Sekretion „Inkrete" genannten Hormone zeigt sich in besonders klarer Weise bei den bereits im vorhergehenden Abschnitt erwähnten Erscheinungen der Abänderung sekundärer Geschlechtsmerkmale infolge des Ausfalls der Keimdrüsen. Als eines dieser Beispiele lernten wir das Ausbleiben der Daumenschwielen der Froschmännchen nach deren Kastration kennen und ihr Wiederauftreten beim Einführen von Keimdrüsensubstanz (Fig. 376 *A — C* S. 662). Erwähnenswert ist dabei, daß die letztere nicht von der männlichen Keimdrüse herzustammen braucht, sondern anstatt Teile des Hodens auch solche des Eierstocks dem männlichen Kastraten eingepflanzt werden können um ungefähr das gleiche Ergebnis zu erzielen. Ebenso wird der durch Kastration ausgeschaltete Umklammerungstrieb der Froschmännchen durch Einführen von Ovarialsubstanz, wenn auch in schwächerem Maß wie durch Hodensubstanz wieder ausgelöst.

Die anscheinende Fernwirkung erklärt sich durch Eintreten der von den betreffenden Organen, im vorliegenden Fall durch die Keimdrüsen produzierten Stoffe in die Blutbahnen. Auf die vielbesprochene Frage, von welchen Zellenelementen der Hoden und Eierstöcke die Inkrete herrühren, ob nur von den Insterstitien oder auch von den Keimzellen, kann hier nicht eingegangen werden, ebensowenig darauf, wie es mit der Beteiligung des Nervensystems steht, d. h. ob dieses durch die Inkrete beeinflußt wird und seinerseits auf die betreffenden Organe einwirkt oder ob letzteres durch die Inkrete direkt geschieht. Manches spricht für das erstere, anderes für das letztere Verhalten; bei den räumlich und physiologisch engen Beziehungen der Organe zueinander ist die Frage begreiflicherweise schwer zu beurteilen und noch schwerer auf experimentellem Wege zu entscheiden.

Andere Erscheinungen, zum Teil Rückbildungen, zum Teil Neubildungen von Organen sind ebenfalls auf die von den Keimdrüsen ausgehende Inkretion zurückzuführen. Von dem Abwerfen des Geweihs oder seiner mangelhaften Ausbildung und Umbildung infolge von Kastration war schon vorher die Rede (S. 663). Als ein Vorgang aus der normalen Physiologie wird das mit der be-

ginnenden Embryonalentwicklung einsetzende bedeutende Wachstum der Milchdrüsen bei den Säugetieren durch den von der Frucht in Verbindung mit dem Uterus ausgehenden innersekretorischen Einfluß erklärt, was sich durch Injektion von Embryonal- und Ovarialextrakt in nicht trächtige Tiere erweisen ließ.

Das sind Beziehungen der Inkretion zur physiologischen Regeneration und zum Wachstum der Organe; hier interessiert besonders die Frage, ob auch solche zu der Reparation, also zu den eigentlichen Regenerationsvorgängen vorhanden sind. Ein Organ von hoher inkretorischer Bedeutung ist jedenfalls die Schilddrüse und wie weitgehende Wandlungen der Organismus hinsichtlich des Wachstums und der ganzen Ausbildung seiner Organe bei ihrem Ausfall durch Krankheit oder auf experimentellem Wege erlangt, ist allgemein bekannt. Deshalb lag es nahe, zu prüfen, wie sich die Regenerationsprozesse dazu verhalten, zumal dies wegen der Wundheilung und Wiederherstellung verletzter Körperteile auch praktisch nicht ohne Bedeutung ist. In dieser Beziehung sind zunächst die Chirurgen interessiert, für die es darauf ankommt, wie die Heilung verletzter Organe bei Zufuhr von Thyreoideasubstanz oder bei deren Fehlen vor sich geht. Das erstere Verhalten kommt für uns weniger in Betracht, erscheint wohl auch kaum genügend geklärt, dagegen liegen bestimmte Angaben über den Regenerationsverlauf nach Entfernen der Schilddrüse vor.

Kaninchen, denen in der Jugend (im 1. bis 3. Monat oder auch später) die Schilddrüse entfernt wurde und die infolgedessen die üblichen morphologischen und physiologischen Veränderungen zeigten, wurden von M. Steinlin (1900) Knochenbrüche (an den Metatarsen und Rippen) beigebracht. Geschieht dies gleich nach der Operation, so ist kein besonderer Unterschied von der gewöhnlichen Heilung bemerkbar; werden die Brüche aber erst später angelegt, so erfolgt eine Verzögerung der Heilung (Kallusbildung usw.), die um so stärker ist, je länger vorher die Schilddrüse entfernt worden war. Die ungünstige Beeinflussung der gesamten Organisation betrifft demnach, wie zu erwarten war, auch die Knochenregeneration. Damit stimmen spätere Beobachtungen, wie die von Bayon (1903) ebenfalls an Kaninchen gemachten überein, nur daß danach das Verlangsamen der Bruchheilung sofort und nicht erst dann eintritt, wenn sich die Kachexie als Folge der Schilddrüsenentfernung entwickelt hat.

An der Knochenregeneration soll ebenfalls die Thymusdrüse irgendwie beteiligt sein, wie J. Goldner (1925) daraus schließt, daß beim Heilen der Knochen-

brüche (des Meerschweinchens) die Struktur der Thymus in bestimmter Weise beeinflußt und geändert wird, so daß also Korrelationen auch zwischen diesen Organen beständen.

Von dem Einfluß der Thymusdrüse auf Entwicklungs-, Wachstums- und Regenerationsvorgänge war schon vorher in etwas anderer Beziehung die Rede (vgl. S. 654).

Es gibt kaum ein Organ, das nicht durch den Funktionsausfall der Schilddrüse in Mitleidenschaft gezogen wird und zwar um so stärker, je jünger der Organismus ist, dem das Thyreoideasekret entzogen wurde, sagt F. K. Walter (1911) bei Gelegenheit seiner auf Anregung von G. Wolff an Molchen angestellten Untersuchungen. An Kaninchen, denen die Schilddrüse genommen wurde, findet schon bald nach ihrer Entfernug keine Regeneration durchschnittener Nerven mehr statt, setzt aber nach Zuführung von Schilddrüsenextrakt wieder ein (Walter 1909 und 1910). Walters Versuche an Tritonen zeigten, daß die Regeneration der abgeschnittenen Hinterbeine durch das Fehlen der Schilddrüse stark beeinflußt wird, indem die Regenerate klein bleiben und mißbildet sind, was dann in geringerem Maß der Fall ist, wenn Teile der Schilddrüse erhalten blieben. Nach Walters Auffassung wirkt der Schilddrüsenausfall zunächst auf das Nervensystem und erst durch dessen Vermittlung auf den Ablauf der Regenerationsvorgänge ein, wie dies seiner früher besprochenen Stellungnahme zu der Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration entspricht (Kap. 22 S. 609ff.).

Die wichtige, viel behandelte Frage, ob die Hormonwirkung durch die Körpersäfte direkt oder durch vorherige Beeinflussung des Nervensystems erfolgt, kann hier nicht weiter untersucht werden, ebensowenig diejenige, ob es sich bei der Einführung innersekretorischer, von den betreffenden Organen (Thyreoidea, Thymus, Hypophyse usw.) stammenden Substanzen durch den Darmkanal um tatsächliche Hormonwirkung handelt oder ob nicht die Inkrete durch die Darmsäfte eine dafür zu weit gehende Veränderung und Zersetzung erfahren. Auf die Fütterungsversuche mit innersekretorischen Substanzen mußte schon vorher (S. 654) kurz eingegangen werden; im übrigen sei auf die dort erwähnten Arbeiten, besonders auf die von Romeis (1913—1925) verwiesen.

Wesentlich anders als vorher besprochen stellt sich der innersekretorische Einfluß, wenn es sich wirklich um einen solchen handelt, bei einem Regenerationsvorgang dar, dessen Besonderheit schon früher eingehender behandelt werden mußte, nämlich bei dem Ersatz der Linse im Amphibienauge (10. Kap. S. 317). Dort wurde bereits kurz darauf hingewiesen, daß nach der Annahme von Wachs (1914) weniger der Wegfall des von der Linse ausgeübten Druckes als vielmehr derjenige der von ihr herrührenden Sekretion der aus-

lösende Faktor für die Linsenumbildung sein möchte. Um die Richtigkeit dieser Auffassung zu erweisen, wurden Teile der Iris, deren linsenbildende Fähigkeit aus den früheren Versuchen bekannt ist, in die hintere Augenkammer verpflanzt. Bei erhaltener Linse tritt keine Regeneration ein, wohl aber, wenn die Linse entfernt war und zwar dürfte die Linsenbildung auf ein von der Retina ausgehendes Sekret zurückzuführen sein, denn eine zelluläre Verbindung zwischen dem eingeführten Iristeil und der Netzhaut bestand nicht. Überdies kann ein an eine andere Stelle, z. B. unter die Kopfhaut verpflanztes Stück der Iris eine Linse bilden, aber nur dann, wenn ihr ein Stück der Retina beigefügt wird. Dadurch wächst die Wahrscheinlichkeit der Annahme, daß der linsenbildende Einfluß von der Netzhaut (und nicht vom Gehirn) ausgeht, beim Vorhandensein der Linse jedoch, vielleicht durch ein von ihr herrührendes, gegenwirkendes Sekret unterdrückt wird.

Wie das Linsenproblem immer wieder von neuem behandelt und von recht verschiedenem Standpunkt angesehen wurde, so fand auch die Darstellung von Wachs über die zur Linsenbildung Anlaß gebenden Faktoren eine abweichende Beurteilung durch Uhlenhuth (1919), dessen besondere Auffassung des Vorganges ebenfalls schon früher (S. 317) besprochen wurde, demgegenüber jedoch Wachs (1920) seine Darstellung aufrecht erhält.

Jedenfalls erweisen die Vorgänge der Linsenneubildung ähnlich wie die vorher besprochenen das Walten sehr inniger Beziehungen zwischen den einzelnen Organen und ihren Bestandteilen. Hat man es im vorliegenden Fall tatsächlich mit einer von den betreffenden Organteilen ausgehenden Sekretion zu tun, so ist diese deshalb von besonderem Interesse, weil sie keine dafür bestimmte (inkretorische), sondern beliebige andere Organe betrifft, wodurch die Annahme bestärkt wird, daß ungefähr jedes Organ und Gewebe dazu befähigt ist und auf diese Weise alle zelligen Bestandteile des Körpers in engster Korrelation miteinander stehen.

25. Kapitel

Äußere Faktoren der Regeneration

Wie die Tiere in ihrer gesamten Organisation und ihren Lebensverrichtungen von äußeren Faktoren abhängig sind, so gilt dies auch für die an ihrem Körper ablaufenden Regenerationsvorgänge, doch kommt den äußeren Faktoren im allgemeinen nicht dieselbe hohe Bedeutung zu, die wir von den inneren Faktoren der Regeneration kennen lernten. In weit höherem Maß als bei den Tieren besteht eine solche Abhängigkeit bei den Pflanzen, wie dies durch die gänzlich andere Lebensweise bedingt ist. Die zumeist an die Unterlage gefesselte Lebensweise der Pflanzen bringt es mit sich, daß sie den von außen an sie herantretenden Schädlichkeiten mehr ausgesetzt sind und sich ihnen jedenfalls nicht entziehen können, wie dies den freilebenden, nicht festsitzenden Tieren möglich ist.

In der Richtung, welche die einzelnen Teile des Sproßsystems ebenso wie die Wurzeln einnehmen, sind die Pflanzen von der Schwerkraft abhängig; bei der Entwicklung der ruhenden Anlagen zu neuen, das Sproß- und Wurzelsystem vergrößernden Teilen, besonders beim Austreiben der Seitenknospen spielt sie eine wichtige Rolle, ebenso bei der Orientierung der peripheren Teile, besonders der Blätter, die wegen anderer Funktionen sehr wichtig ist. Weiter kommt für die Wurzeln und gewisse oberirdische Teile die Kontaktwirkung in Betracht, ferner sind es andere mechanische Kräfte, wie Zug- und Druckrichtung, die sich für den Aufbau des Körpers zumal bei den höchst umfangreichen Holzpflanzen als sehr bedeutungsvoll erweisen. Nicht weniger gilt dies für den Einfluß des Lichtes, der wegen der Kohlenstoff-Assimilation nicht nur für die Ernährung, sondern auch für die ganze Organisation der Pflanze (Stellung der Blätter und Zweige, Anordnung der inneren Strukturen wegen des Stofftransportes und sonstigen Stoffwechsels) von allergrößter Wichtigkeit ist.

Wie ungemein groß die Abhängigkeit der Pflanzen von der Temperatur ist, wie das Wachstum durch ihr Steigen (biz zu einem

gewissen Optimum) gefördert und durch Sinken der Temperatur gehemmt wird, ist uns in den Breiten, unter denen wir leben, zur Genüge bekannt. Geht die Temperatur über das Optimum hinaus oder fällt sie bis zu einem gewissen, für die einzelnen Pflanzen natürlich verschiedenem Tiefpunkt, so werden mit dem allgemeinen Wachstum auch die Neubildungsvorgänge eingestellt.

Sehr wichtig für die Pflanze ist die Beschaffenheit der Luft, in der sie lebt, da sie aus ihr nicht nur den Sauerstoff für die Atmung, sondern auch die für die Assimilation notwendigen Bestandteile, besonders die Kohlensäure bezieht. In dieser Beziehung, wie vor allen Dingen wegen der Transpiration kommt es sehr auf den Feuchtigkeitsgehalt der Luft an. Wie die chemische Zusammensetzung der Luft spielt besonders auch die des Bodens eine wichtige Rolle, insofern aus ihm durch die Wurzeln die im Wasser gelösten Salze aufgenommen und den oberen Partien der Pflanze zugeführt werden.

Hierbei wurde vor allem an die in der Luft lebenden und im Boden wurzelnden Pflanzen gedacht; davon abweichend gestalten sich die Verhältnisse, wenn sich das Leben der Pflanze in einer anderen Umgebung, also besonders im Wasser abspielt. Dadurch sind die auf sie wirkenden Einflüsse wesentlich andere, wie dies auch für die an verschiedenartigen Standorten, im Tiefland oder auf hohen Gebirgen, in den Tropen oder in der Nähe der Pole, in der Steppe oder im Urwald, wie auch unter mancherlei anderen Bedingungen wachsenden Landpflanzen gilt. Überhaupt kommt dabei noch vielerlei anderes in Betracht, worauf hier nicht eingegangen werden kann; es sollten nur ganz im allgemeinen die auf die Organismen einwirkenden und ihr Wachstum beeinflussenden äußeren Faktoren gekennzeichnet werden, was sich bei den Pflanzen weit einleuchtender als bei den Tieren gestaltet.

Nicht alle Tiere sind in der Lage, sich durch freie Beweglichkeit etwaigen auf sie einwirkenden Schädlichkeiten zu entziehen. Sie befinden sich also in ähnlichen Verhältnissen wie die im Boden wurzelnden Pflanzen und in der Tat sind sie wie diese an einer Unterlage befestigt und nicht selten mit ihr unlösbar verbunden, was für die Einzeltiere, besonders aber für die Kolonien der Spongien, Coelenteraten, Bryozoen und Tunicaten gilt, von denen die meisten am Grunde des Wassers festgewachsen sind. Nur im Wasser sind die Tiere befähigt, eine derartige Lebensweise anzunehmen, denn allein auf dem Wasserwege kann ihnen die nötige

Nahrung zugeführt werden oder sind sie in der Lage, sich diese zu beschaffen. Dadurch werden bei ihnen auch die zur Erhaltung und Vermehrung des Stockes notwendigen Neubildungen begünstigt und teilweise erst ermöglicht.

Neben äußeren sind es innere Faktoren, die dabei in Betracht kommen, wie sich beiderlei Einflüsse überhaupt nicht voneinander trennen lassen, sondern mehr oder weniger ineinander übergehen; es braucht nur an gewisse, bereits im vorhergehenden Kapitel besprochene Erscheinungen erinnert zu werden, die mit der Beeinflussung durch den Ernährungs- und Fortpflanzungszustand, durch das Alter, durch die Funktion der betreffenden Körperteile und durch gewisse Reizwirkungen zusammenhängen. Inwieweit es sich dabei gerade nur um innere Ursachen handelt und diese nicht auch mit Einwirkungen, die von außen herkommen, in enger Verbindung stehen, ist unter Umständen schwer auseinander zu halten, wie dies durchaus in der Natur der Sache liegt. Funktions- und andere Reize wirken zum Teil von außen her, zum Teil im Innern oder sie werden von der Außenwelt auf das Körperinnere übertragen, um erst hier ihre eigentliche Wirksamkeit zu entfalten. Insofern die Nahrung von außen aufgenommen wird, könnte die Ernährung als ein Außenfaktor erscheinen, aber zur Wirksamkeit gelangt sie erst, wenn sie im Verdauungstraktus verarbeitet und von da als Säftestrom dem übrigen Körper zugeführt wird. So greifen äußere und innere Faktoren ineinander und als selbstverständlich braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß auch die übrigen noch zu behandelnden Faktoren auf das Körperinnere und in ihm wirken, so wie die übrigen nicht besonders erwähnten inneren Faktoren (Alter, Fortpflanzung usw,) bis zu einem gewissen Grade von den Einwirkungen der Außenwelt abhängen.

1. Abhängigkeit von der Umgebung

Wie in allen möglichen anderen Beziehungen ist das Tier auch hinsichtlich seines Wachstums und seiner Regeneration von der Umgebung abhängig. So wie sich die Tiere im allgemeinen in dieser Beziehung recht verschieden verhalten und gegen Abänderungen des umgebenden Mediums, die gemeinhin für schädlich angesehen werden, je nachdem mehr oder weniger empfindlich sind, gilt dies auch für die Regeneration. In Betracht kommen dabei besonders die wasserlebenden Tiere und unter ihnen wieder diejenigen, welche durch ihre festsitzende Lebensweise an den Ort

gebunden sind und sich den schädlich wirkenden Einflüssen nicht zu entziehen vermögen. Daß Hydroidenstöckchen im abgestandenen verschlechterten und sauerstoffarmen Wasser die Köpfchen rückbilden und verlieren, ohne sie neu zu bilden, ist eine bekannte Tatsache, die außerdem durch Versuche von H. C. Müller (1913) bestätigt wurde. Aber auch frei bewegliche Tiere wie z. B. die *Planarien*, die im allgemeinen nicht für besonders wählerisch im Bezug auf die Wasserbeschaffenheit gelten, lassen infolge Verunreinigung der Wunde eine Verzögerung der Regeneration erkennen (E. Schultz 1902). H. Randolph (1897) fand hingegen, daß die Verwendung verschiedenen Wassers (Regen-, Brunnen-, Seewasser) keinen Einfluß ausübt. Die Beobachtungen von Steinmann (1908) führten zu der Angabe, daß bei der marinen *Procerodes segmentata* durch Verminderung des Salzgehalts (Zusatz von Süßwasser) die Regeneration des Vorderendes gefördert wird, während sie durch zunehmende Konzentration (Zusatz von Kochsalz) eine Hemmung erfährt. Bei *Artemia salina* verläuft die Reparation der verlorenen Furca des Schwanzendes in dem konzentrierteren Salinenwasser erheblich langsamer als im gewöhnlichen Seewasser (Sciacchitano 1925).

Die Wirkungen, welche die Änderung in der chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Tiere ausübt, sind im Hinblick auf die Regenerations- und Wachstumsvorgänge durch Beifügen anorganischer und organischer Salzlösungen zum Wasser in systematischer Weise geprüft worden. Die Versuche wurden mit Vorliebe gerade auch an Planarien angestellt und deren Verhalten dagegen mußte schon früher eingehender behandelt werden (Kap. 23 S. 625 ff.). Dort wurde gezeigt, daß die Reizwirkungen, welche durch die Änderung in der Beschaffenheit des umgebenden Mediums ausgeübt werden, nicht nur verschiedenartiger Natur sein können, sondern auch recht verschieden aufgefaßt wurden. Erzielt wurden sie außer an Planarien an einer Reihe anderer Tiere (besonders Hydroidpolypen, Anneliden, Amphibien). Dabei hat auch die durch das Beifügen der Salzlösung zum Wasser hervorgerufene Verminderung der Oberflächenspannung des umgebenden Mediums und die dadurch erzielte Beschleunigung der Regeneration eine gewisse Rolle gespielt (S. 627 ff.).

Von vornherein ist es wahrscheinlich, daß die Beschaffenheit des Wassers auf das ganze Befinden und damit auch auf die Wachstums- und Neubildungsvorgänge einen Einfluß ausüben muß. Befindet sich eine verhältnismäßig große Anzahl von Tieren in einem ihren Lebensbedürfnissen nicht entsprechenden Wasserquantum, so wird dieses mit ihren Stoffwechselprodukten erfüllt und ist für die normale Lebensführung auf die Dauer wenig oder überhaupt nicht mehr geeignet. Darunter leiden die Wachstums- und Neubildungsvorgänge und insofern erweist sich auch die Quantität des

umgebenden Wassers als bedeutungsvoll für die Regeneration. Allerdings steht dies in enger Verbindung mit der Qualität. In dieser Beziehung spielen die im Wasser enthaltenen Stoffe eine wichtige Rolle, so die in ihm gelösten Salze, der Sauerstoffgehalt usw., weil dadurch die chemisch-physikalischen Vorgänge, wie Gasaustausch, osmotische und Druckwirkungen, die am und im Tierkörper wirksam sind, entsprechend beeinflußt werden.

Zur besseren Beurteilung dieser Erscheinungen dienten die unter Abänderung des umgebenden Mediums vorgenommenen Versuche, wie sie schon vor langen Jahren von J. Löb angestellt wurden und zwar mit festsitzenden Tieren, nämlich mit Hydroidpolypen, die sich wegen ihrer einfachen Organisationsverhältnisse und wegen ihres großen Regenerationsvermögens besonders gut dafür eignen. Er brachte Stammstücke von *Tubularia* in Seewasser verschiedener Konzentration und konnte dadurch feststellen, daß sie nicht in dem Seewasser von gewöhnlicher Beschaffenheit (3,8%), sondern in ziemlich stark verdünntem Wasser (2,2%) das größte Wachstum zeigen, vorausgesetzt, daß die Verdünnung nicht eine gewisse Grenze überschritt.

In konzentriertem Seewasser nimmt das Wachstum allmählich ab und ist bei einer Konzentration von 51% fast ganz zurückgegangen. Zwar findet noch Polypenbildung statt, aber bei 54% hört auch diese auf. Das letztere Verhalten war von vornherein anzunehmen; bezüglich des ersteren fällt hingegen auf, daß nicht bei dem gewöhnlichen, sondern bei einem geringeren Salzgehalt des Seewassers das größte Wachstum erreicht wird. Die Erklärung dieses Verhaltens ergibt sich nach Löbs Auffassung daraus, daß für das Wachstum gewisse Spannungsverhältnisse im Körper und in seinen Zellen erforderlich sind, welche mit auf der osmotischen Wasseraufnahme der Zellen und demnach auch auf der Beschaffenheit des umgebenden Mediums beruhen. Um den Turgor im Innern zu erhalten, darf also die Konzentration des Seewassers nicht zu hoch sein. Somit ist nach J. Löb „das Wachstum und die Regeneration der *Tubularia* wie bei den Pflanzen von der Wasseraufnahme abhängig in dem Sinn, daß durch eine verstärkte Wasseraufnahme der Zuwachs verstärkt und durch die Herabsetzung der Wasserzufuhr verringert wird".

Mit der zunehmenden Konzentration einer Salzlösung nimmt deren Absorptionsfähigkeit für Sauerstoff ab und es wäre denkbar, daß auch dieser Faktor in Betracht kommt, doch möchte Löb selbst dies kaum annehmen, da die Differenzen bei den in Frage kom-

menden Konzentrationsgraden zu geringe sein dürften. Dagegen stellte er Versuche an, um den direkten Einfluß des Sauerstoffmangels auf Wachstum und Regeneration zu erweisen, indem er ein Stammstück von *Tubularia* mit einem Ende in eine mit Seewasser gefüllte, vertikal aufgestellte Glasröhre steckte und das andere Ende aus deren zugespitzten, ziemlich dicht anschließendem oberen Ende frei in das umgebende Seewasser hervorragen ließ. Daß sich am freien, nur ganz ausnahmsweise jedoch an dem eingeschlossenen Ende ein Köpfchen bildet, erklärte Löb aus dem zu geringen Sauerstoffgehalt im Gefäß. Für diese Annahme schien ihm überdies zu sprechen, daß an dem vorher eingeschlossenen Ende ein Köpfchen zur Ausbildung kommt, wenn das Stammstück herausgenommen und in frisches Wasser gebracht wird. Daß dem Sauerstoff eine günstige Wirkung auf den Ablauf der Regenerationsprozesse zuzuschreiben ist, liegt von vornherein recht nahe, ebenso wie sein Abschluß von nachteiliger Wirkung sein kann. Wissen wir doch, daß bei der Embryonalentwicklung der Sauerstoffverbrauch mit fortschreitender Entwicklung zunimmt.

Dieselbe Deutung findet ein anderer von Löb angestellter Versuch. Schon früher (S. 511ff.) erfuhren wir, daß ein frei im Wasser aufgehängtes Teilstück des Tubularienstammes an beiden Enden ein Köpfchen bildet. Wird das eine Ende dem Boden stark angenähert, noch ohne ihn zu berühren, so daß Kontaktwirkung nicht in Frage kommt, so unterbleibt die Köpfchenbildung an diesem Ende und zwar vermutlich deshalb, weil nahe am Boden der Sauerstoffgehalt des Wassers geringer ist als in den oberen Schichten.

Die Bedeutung der Sauerstoffzufuhr für die Ausführung der Regeneration wird durch andere Versuche bestätigt. Torrey (1922) befestigte die Stammstücke von *Tubularia* derartig in einer Paraffinschicht, daß ihr distales Ende in sauerstoffreies, ihr proximales Ende dagegen in sauerstoffhaltiges Wasser ragte, worauf nur am letzteren, nicht aber am ersteren Ende Hydranthen entstanden. Nach den Versuchen von H. C. Müller (1913) erfolgt bei den von ihm verwendeten Hydroidpolypen in sauerstoffreiem Wasser eine Rückbildung der Hydranthen und deren Neubildung unterbleibt. Zielinska (1913) stellte fest, daß Sauerstoffmangel bei Regenwürmern die Regeneration behindert, was allerdings auch bei erhöhter Sauerstoffzufuhr geschieht.

Aus den umfangreichen, mit verschiedenen Objekten und an verschiedenen Entwicklungszuständen vorgenommenen Versuchen von C. Herbst wissen wir, daß für die Entwicklung und das Wachstum der wasserlebenden Tiere gewisse Stoffe unerläßlich sind. Ähnliches gilt auch für die Regenerationsvorgänge. So konnte Herbst für

Tubularia feststellen, daß die Regeneration in Seewasser, das leicht (mit H_2SO_4) angesäuert war, schneller verlief und die Zahl der neugebildeten Tentakel größer war. Ebenfalls für *Tubularia* wurde von J. Löb nachgewiesen, daß im Wasser, in welchem sie regenerieren und wachsen soll, Kalium und Magnesium vorhanden sein müssen, jedoch in der richtigen Menge, denn bereits ein geringer Überschuß von Chlorkalium hebt das Wachstum und die Regenerationsfähigkeit auf. In diesem Sinn wurden auch Versuche an limikolen Oligochaeten (*Naïs*) auf Davenports Veranlassung mit Zusatz geringer Kochsalzlösung zum Wasser ausgeführt, wobei sich jedoch bald eine Abnahme der Regeneration ergab. *Criodrilus lacuum* verträgt $^1/_2$ bis $1\,^0/_0$ige Kochsalzlösung ohne Schaden und regeneriert beim Aufenthalt in dieser Lösung, wenn auch langsamer als im gewöhnlichen Süßwasser. Sauerstoffüberschuß verzögert die Regeneration zumal bei älteren Tieren und begünstigt nach Jandas Beobachtung die Entstehung von Mißbildungen wie z. B. Zweiköpfigkeit.

Ähnliche Versuche unter Zusatz verschiedener Salzlösungen zum Wasser zur Prüfung der Reizwirkungen wurden ebenfalls an Anneliden, aber auch an Coelenteraten, Planarien, Amphibien und anderen Tieren angestellt, allerdings mit anderer Fragestellung. Auf diese weit ausgebauten Versuche mußte schon vorher verwiesen werden (Kap. 23 S. 630ff.).

2. Kontaktwirkung

Berührungsreize spielen bei den Pflanzen eine wichtige Rolle, sei es, daß sie für die Wurzeln bei deren Eindringen in Hohlräume und Anlegen an die Wände in Betracht kommen oder aber bei oberirdischen Teilen, die sich wie die Ranken an feste Gegenstände dicht anlegen und an ihnen sogar festklammern, wozu Haftfortsätze, Haftlappen, Saugnäpfe und ähnliche Gebilde entstehen. Es war anzunehmen, daß sich dementsprechend Kontaktwirkungen am ehesten bei Tieren erzielen lassen würden, die eine festsitzende Lebensweise führen, also ähnlich den Pflanzen an einer Unterlage befestigt sind, wie dies für die Stöcke der Hydroiden und anderer Tiere zutrifft. Teilstücke von Hydroidenstämmchen erwiesen sich demnach für derartige Versuche als geeignet.

Wie wir früher hörten, kann ein frei im Wasser aufgehängtes Stammstück von *Tubularia* sowohl am Scheitel- wie Fußende ein Köpfchen hervorbringen Fig. 325 S. 514). Wenn aber das Stammstück so gerichtet wird, daß sein Fußende mit einem festen Körper

in Berührung kommt, so entwickeln sich an diesem Ende Wurzeln. Am Scheitelende geschieht dies jedoch nicht, wenn es in gleicher Weise an den festen Körper angelegt wird; dagegen bildet es, in den Bodensand gesteckt, kein Köpfchen, während ein solches an dem entgegengesetzten, frei im Wasser ragenden Fußende entwickelt wird.

Noch deutlicher kommt, ebenfalls nach den von J. Löb angestellten Versuchen, die Kontaktwirkung bei *Margelis* und *Pennaria* zum Ausdruck, indem Zweige vom Stock dieser Hydroidpolypen, auch wenn sie am Scheitelende mit festen Gegenständen in Berührung gebracht werden, selbst an diesem, d. h. an den Spitzen der Zweige Rhizoide hervorsprossen lassen (Fig. 383).

Fig. 383. Ein Stück des Stockes von *Margelis carolinensis* in umgekehrter Richtung aufgestellt; unten (in der Nähe des Scheitelpols) an den Zweigspitzen entstehen Wurzeln (*w*), an anderen Stellen Hydranthen (nach J. Löb)

Damit führen die Ergebnisse dieser Versuche in das Gebiet der Polarität bzw. deren Umkehrung, wie wir sie bereits früher kennen lernten (Kap. 17 S. 511 ff.). Während aber bei den Pflanzen von besonderen Anlagen für die Wurzelbildung die Rede war, kann dies hier kaum in Frage kommen. Um schon vorhandene Anlagen zur Ausbildung von Teilen, die nicht an die betreffenden Stellen gehören, kann es sich kaum handeln. Die Vorgänge sind hier andere, wie schon daraus hervorgeht, daß nach Löbs Beobachtung an einem umgekehrt aufgestellten Zweig von *Campanularia* die den Boden berührenden Köpfchen zurückgebildet, also wahrscheinlich umgearbeitet und in die Zellenmasse des Stammes einbezogen werden. Wenn die auch bei anderen Tieren und unter anderen Verhältnissen vorkommende Umarbeitung von Teilen des Körpers und die Verwendung dieses Materials an anderen Stellen möglich ist, so braucht die Annahme vom Vorhandensein besonderer Anlagen nicht gemacht zu werden. Es scheint, als ob da, wo andere Teile als die bisher vorhandenen gebraucht werden, sie auch gebildet werden können und somit eine Totipotenz des Zellenmaterials, wenigstens bei den hier

in Frage kommenden noch recht primitiven und sehr bildungsfähigen, stockbildenden Tieren besteht.

3. Schwerkraftwirkung

Die, über die Wirkung des Berührungsreizes im Hinblick auf die Polarität und Neubildung von Teilen an den für sie ungewöhn-

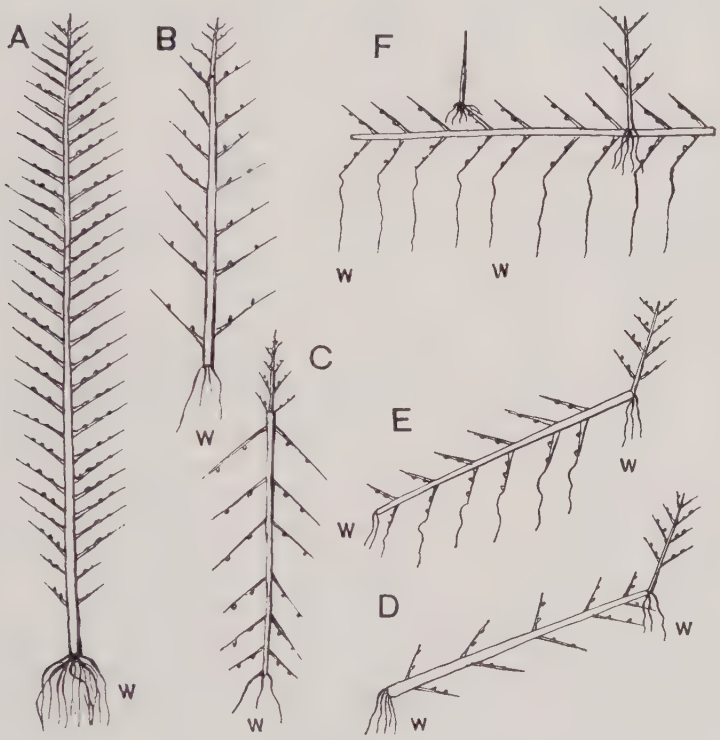


Fig. 384. *A* Stock von *Antennularia antennina* mit Zweigen und Wurzeln (*w*), *B* und *C* Zweigstück in gewöhnlicher und umgekehrter Stellung, *D* und *E* schräg gerichtete Zweigstücke mit dem Scheitelpol nach oben (*D*) und unten (*E*), *F* ein wagerecht liegendes Zweigstück (nach J. Löb)

lichen Stellen, angestellten Betrachtungen finden in ähnlicher Weise Anwendung auf gewisse Erscheinungen, die als Folgen der Schwerkraftwirkung eintreten. Diese wurden durch die bekannten Versuche J. Löbs an dem Hydroidpolypen *Antennularia* in ungemein klarer Weise erwiesen.

Von dem aufrechtstehenden, durch Wurzeln am Grund befestigten Stamm (Fig. 384 *A*) abgeschnittene und in der gewöhnlichen

Stellung, d. h. mit dem Scheitelpol aufwärts, mit dem Fußpol abwärts gerichtete Zweige bilden oben Köpfchen und unten Wurzeln (Fig. 384 *B*). Wird das Teilstück umgekehrt, also diesmal mit dem Fußpol nach oben und der Spitze nach unten gerichtet, so ergibt sich dieselbe Erscheinung, d. h. unbekümmert um die entgegengesetzte Richtung entstehen am oberen (Wurzelpol) Sprosse mit Köpfchen, am unteren (dem vorherigen Scheitel-) Pol Wurzeln (Fig. 384 *C*). Wie vorher bei den Pflanzen, mit denen derselbe Versuch vorgenommen wurde, kann also von einer „Umkehrung der Polarität" gesprochen werden (Fig. 309 und 310 S. 493).

Wenn stets von dem nach oben gerichteten Pol Sprosse und von dem unteren Wurzeln gebildet werden, gleichviel ob das Stammstück normal oder umgekehrt aufgestellt ist, so erscheint dieses Verhalten als Schwerkraftwirkung, die sich auch bei anderer Aufstellung des Zweiges erweisen ließ. Schräg gerichtete, das eine Mal mit dem Scheitelpol, das andere Mal mit dem Fußpol nach oben frei im Wasser aufgehängte Zweigstücke lassen in beiden Fällen oben (am Scheitel- oder Fußpol) Sprosse und unten (am Fuß- oder Scheitelpol) Wurzeln entstehen (Fig. 384 *D* und *E*). Von wagerecht liegenden Stammstücken wächst im rechten Winkel dazu der neue Sproß nach oben, während sich die aus den Zweigspitzen hervorgehenden Wurzeln nach unten erstrecken, wodurch die Schwerkraftwirkung besonders deutlich zum Ausdruck kommt (Fig. 384 *F*). Die am Stamm, gelegentlich auch an den Seitenzweigen entstehenden Sprosse bilden ihrerseits nach unten wieder Wurzeln (Fig. 384 *F*).

Der daraufhin untersuchte Hydroidpolyp zeigt demnach einen ausgesprochenen Geotropismus, der sich auch noch in anderer Weise zu erkennen gibt. Ist der Stamm der *Antennularia* noch im Wachsen begriffen und wird er in eine von der senkrechten abweichende Lage gebracht, so krümmt sich nach Löbs Beobachtung die neu hinzuwachsende Spitze so lange bis sie wieder vertikal steht, um dann nach oben weiter zu wachsen (Fig. 384 *D* und *E*). Die Wurzel hingegen wächst vertikal abwärts; sie ist positiv, der Sproß negativ geotropisch. Aber auch wachsende Sproßspitzen ließen sich zwingen, ihr Wachstum als Sprosse aufzugeben und als Wurzel weiter zu wachsen. Der Versuch verlief folgendermaßen:

Aus dem Stamm der *Antennularia* wurden lange Stücke herausgeschnitten und umgekehrt im Wasser aufgehängt, worauf sich am oberen (basalen) Ende ein Sproß bildete. Darauf wurde das ganze umgekehrt, so daß der neue Sproß mit seiner Spitze nach unten

gerichtet war (Fig. 385). Bei dieser Versuchsanordnung krümmte sich der junge Sproß in keinem einzigen Fall nach oben, sondern wuchs nicht weiter und ging an seiner Spitze zur Wurzelbildung über (Fig. 385). Das ist abermals ein Verhalten, welches durch die Wirkung der Schwerkraft erklärt wird.

Die vermutlichen Schwerkraftwirkungen auf die Neubildungen und das Wachstum am Hydroidenstock wurden absichtlich nach den an einer bestimmten Art (*Antennularia antennina*) angestellten Versuchen geschildert, aber schon an dieser einen Art ergaben sich gewisse Unterschiede, wie das Emporkrümmen horizontal gestellter wachsender Sprosse und die Wurzelbildung an den nach unten gerichteten Sprossen zeigt, soweit diese Vorgänge unmittelbar zu vergleichen sind. Sowohl aus den Versuchen von J. Löb, wie aus denen von H. Driesch, Morgan, Stevens, Gast, Godlewski u. a. ist zu entnehmen, daß die Regenerations- und Wachstumsvorgänge am Hydroidenstock noch von anderen Gesichtspunkten zu beurteilen sind, indem außer dem Zustand, z. B. dem Alter der betreffenden Teile ihre Lage am Stock und noch manches andere in Betracht kommt. Was bei ein und derselben Art schon verschieden sein kann, ist dies vermutlich in noch höherem Maß bei den Angehörigen anderer Arten. Überhaupt muß man sich darüber im Klaren sein, daß wir die Erscheinungen einstweilen nur bei einigen, mit Vorliebe für die Versuche benutzten Tierarten kennen, bei allen oder doch den meisten anderen Arten jedoch nicht, so daß es sich empfiehlt, bei der Beurteilung der hier in Rede stehenden wie vieler anderer Vorgänge auf diesem experimentellen Gebiet zunächst noch recht große Vorsicht walten zu lassen.

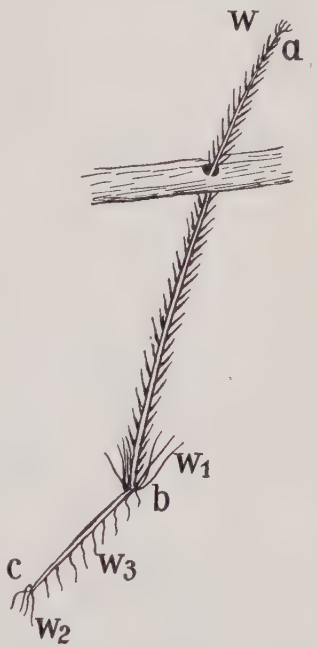


Fig. 385. *Antennularia antennina.* Das vorher mit dem basalen Pol (*b*) nach oben gerichtete und am Fußende (*b*) zum Sproß (*b-c*) ausgetriebene Stammstück wurde so umgekehrt, wie es jetzt dargestellt ist. Infolge der ersten Umkehrung waren an dem nach unten gerichteten Scheitelpol (*a*) Wurzeln (*w*) entstanden, ebensolche (w_1) am Fußpol des neuen Sprosses und andre (w_2 und w_3) infolge der zweiten Umkehrung an der Spitze und Unterseite des neuen Sprosses (nach J. Löb)

Das von Löb bei *Antennularia* beobachtete Aufwärtskrümmen eines wachsenden Sprosses wurde von Driesch auch an einem anderen Hydroidpolypen *(Sertalarella polyzonias)* festgestellt. Während ein Hauptsproß am Stamm dieses Polypen nicht durch Schwerkraftwirkung beeinflußt erscheint, ist dies bei den Seitenzweigen der Fall, die von der Oberseite des schräg gerichteten Sprosses senkrecht in die Höhe wachsen (Fig. 386 *A*).

Wird das Stammstück mit den neu gebildeten Seitenzweigen in der Weise umgelegt, daß die vorher vertikal gerichteten Sprosse nun horizontal liegen (Fig. 386 *C*), so krümmen sich diese im Lauf des weiteren Wachstums nach oben, zeigen also in der früher besprochenen Weise einen negativen Geotropismus (Fig. 386 *C*). Ähnliche Beobachtungen wurden von Morgan und Stevens an einer anderen *Antennularia (A. racemosa)* gemacht.

Diese und andere Versuchsergebnisse sind als Schwerkraftwirkung zu deuten, aber wie schon vorher erwähnt wurde, kommen andere durch die Organisation und den Zustand der Teilstücke bedingte, also innere Faktoren hinzu, welche das Verhalten der Teilstücke wesentlich beeinflussen und andersartige Neubildungen an ihnen hervorrufen. Allerdings gehören diese Regenerationsvorgänge zum Teil in einige schon vorher behandelte Gebiete (wiederholte und verstärkte Regeneration, Regeneration in verschiedenen Regionen und Zuständen), so daß sie hier nur kurz erwähnt werden sollen.

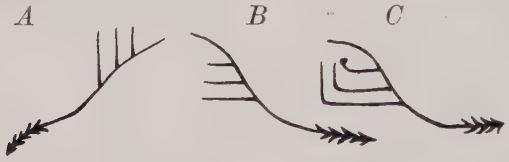


Fig. 386. *Sertularella*-Zweig, *A* in gewöhnlicher Stellung mit vertikal gerichteten Sprossen, *B* und *C* umgewendet mit den horizontal gerichteten Sprossen, die sich (in *C*) aufwärts krümmen; an dem obersten (in *C*) ein Köpfchen (nach H. Driesch aus C. Herbst 1913)

Unter Ausschaltung der Schwerkraftwirkung beim Anwenden eines rotierenden Rades ergab sich an regenerierenden Stammstücken von *Antennularia*, daß Sprosse in verschiedener Richtung unabhängig von dem Einfluß der Schwerkraft entstanden (Stevens). Eine solche Unabhängigkeit ging auch aus den weiteren von Morgan angestellten Versuchen hervor, indem sowohl aufrecht als verkehrt, wie auch horizontal gerichtete Teilstücke der *Antennularia racemosa* an beiden Enden Wurzeln bildeten. Dies wiederholte sich, wenn die beiden mit Wurzeln versehenen Enden der senkrecht im Wasser aufgehängten Stammstücke abgeschnitten wurden. Gelegentlich wurde aber an dem einen (vertikal nach oben gerichteten Scheitel-) Ende Sproßbildung beobachtet, wie andererseits an dem (vertikal nach unten gerichteten Scheitel-)Ende sowohl die Wurzel- wie Sproßbildung ausbleiben konnte.

Somit besteht eine ziemliche Unregelmäßigkeit in der Neubildung der überhaupt nicht oder nur wenig von dem Einfluß der Schwerkraft abhängenden Teile, die sich auch aus den von Driesch

in etwas anderer Weise angestellten Versuchen ergibt. Die Stammstücke der *Antennularia racemosa*, mit frei herausragenden Enden zwischen zwei horizontale Glasplatten gelegt, bildeten am Fußende Wurzeln und ebenso, wenn das bewurzelte Ende abgeschnitten wurde, doch konnte in diesem Fall auch ein dünner Sproß entstehen. Beim abermaligen Abschneiden entsteht ein stärkerer Sproß mit einigen Wurzeln und schließlich nur noch ein Sproß, wenn der Versuch wiederholt wird. Mit der Schwerkraftwirkung kann dieses Verhalten nichts zu tun haben; vielmehr kommen andere und zwar innere Faktoren in Betracht, wie sich dies aus den fortgesetzten Versuchen an Hydroidpolypen ergibt.

Die von Stevens angestellten Versuche zeigten, daß Teilstücke des Stammes von *Antennularia racemosa* sich je nach der Region des Stockes, aus der sie herrühren, sehr verschieden verhalten. Manche Stammteile neigen mehr zur Sproßbildung, andere zur Wurzelbildung. Teilstücke aus der Fußgegend wachsen nach beiden Enden als Stämme weiter, solche aus der Mitte hingegen bilden an beiden Enden Wurzeln. Die in der Nähe der Spitze aus der Wachstumsregion genommenen Stücke pflegen den Stamm nach unten fortzusetzen, also am basalen Ende nicht Wurzeln zu bilden, wie eher zu erwarten gewesen wäre. Außerdem aber wechseln die Teilstücke in ihrer Fähigkeit, Sprosse oder Wurzeln zu erzeugen, indem sie erst Wurzeln, nach wiederholtem Abschneiden jedoch Sprosse bilden, um unter Umständen (nach abermaliger Verkürzung) zur Wurzelbildung zurückzukehren (Morgan). Der schon vorher bei Besprechung der Kontaktwirkung (S. 688) gezogene Schluß auf eine Totipotenz der Zellen des Hydroidenstockes liegt infolge der hier geschilderten Verhältnisse sehr nahe, wie denn auch Stevens von einem „indifferenten Charakter" des Cönosarks der *Antennularia* spricht, der es gestattet, die Teilstücke von der einen Wachstumsform in die andere überzuführen.

An ganz andersartigen Objekten prüfte E. Marcus (1926) die Schwerkraftwirkung, nämlich an Meeresbryozoen, indem er Kolonien der *Electra pilosa* von ihrer Unterlage entfernte und frei im Wasser aufhing. Sie bilden dann stolonenartige „Haftzoöcien", die direkt nach unten streben, also positiv geotropisch gerichtet sind (Fig. 387 *A*). Da sie aber eine Unterlage nicht erreichen können, krümmen sie sich gegen die Unterseite der Kolonie hin, um sich an diese anzulegen und hier die Umwandlung zu den gewöhnlichen „Autozoöcien" durchzumachen (Fig. 387 *B* und *C*). —

Um sich die Wirkung der Schwerkraft verständlich zu machen, hat man an einen richtenden Einfluß auf die spezifisch schwereren und leichteren Teilchen der Gewebszellen gedacht, in ähnlicher Weise wie eine Umlagerung der Dotterbestandteile in Eiern angenommen wird und zu gewissen Abänderungen der Entwicklungsvorgänge führt (Morgan). Derartige Erwägungen wurden auch zur Erklärung der Polarität bei Pflanzen und Tieren angestellt und führen uns infolgedessen abermals zu diesen schon früher behandelten Erscheinungen zurück (Kap. 17, S. 488ff., 499ff. und 526).

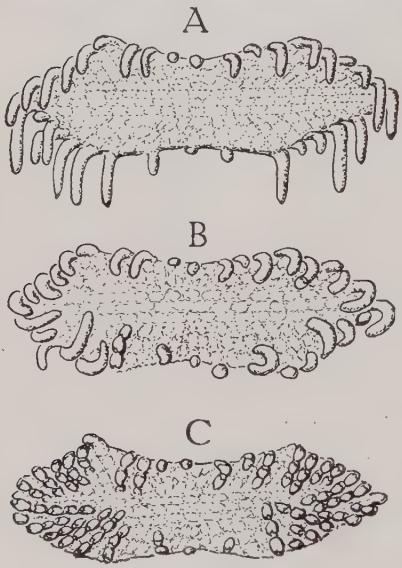


Fig. 387. Ohne Unterlage frei aufgehängte Kolonie von *Electra pilosa*; *A* mit den nach unten gerichteten Haftzoöcien, *B* deren Krümmung gegen die Basalfläche der Kolonie, *C* die durch Umwandeln der Haftzoöcien in Autozoöcien zweischichtig gewordene Kolonie (nach E. Marcus 1926)

4. Einfluß der Temperatur

Schon eingangs dieses Kapitels wurde darauf hingewiesen, welchen großen Einfluß die Temperatur auf die Entwicklungs- und Wachtumsvorgänge der Tiere und Pflanzen und also auch auf ihre Regeneration hat. Für die Pflanzen ergibt sich dies von selbst, da es durch die tägliche Beobachtung bestätigt wird, aber auch bei den Tieren drängte sich diese Wahrnehmung, zumal hinsichtlich des Einflusses höherer oder niederer Temperaturen auf die Beförderung oder Hemmung der Entwicklungsvorgänge, dem Beobachter von selbst auf. Ähnliches gilt für die Regenerationserscheinungen und schon ihren ältesten Beobachtern wie Spallanzani, Trembley, Réaumur, Bonnet, Rösel von Rosenhof konnte diese Wahrnehmung nicht entgehen, die sich für die verschiedensten Tiere bestätigte und von vielen Experimentatoren, wenn auch als eine beinahe selbstverständliche Tatsache zumeist nur mehr nebenbei angegeben wird. In der Tat läßt sich an gut regenerationsfähigen Tieren wie Polypen, Planarien, limokolen und terrikolen Oligochaeten, Amphibienlarven und anderen leicht wahrnehmen, daß die Regeneration (beim Halten in kühlen Räumen) im Winter langsamer als im Sommer vor sich

geht und daß sie beschleunigt wird, wenn man die Tiere im warmen Zimmer hält. Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß wie für die Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge so auch für die Regeneration gewisse Grenzen bestehen, unter und über welche die Temperatur nicht hinab oder hinauf gehen darf, wenn die Regeneration noch erfolgen soll, ebenso wie es für sie eine mittlere Temperatur gibt, welche ungefähr die günstigste für ihren geordneten Ablauf ist. Die Einwirkung der Temperatur auf die Regeneration im allgemeinen, wie auch die Feststellung ihres Maximums, Minimums und Optimums war mehrfach Gegenstand besonderer oder gleichzeitig auf die Entscheidung anderer Regenerationserscheinungen gerichteter Untersuchungen.

An Amphibienlarven beobachtete Barfurth, daß sie bei 10° C fast gar nicht, bei Temperaturen bis 28° C dagegen sehr schnell regenerieren. Ebenso stellte Bohn die beschleunigende Wirkung der Temperatur auf das Wachstum der Froschlarven fest. Eine gewisse mittlere Temperatur ist dabei jedenfalls von Bedeutung und sie zusammen mit den schon vorher (Kap. 24, S. 650 und 655) besprochenen Faktoren des Alters und der Ernährung kommt sicher mit in Betracht, wenn A. Bauer bei Froschlarven von gleichen Altersstadien im April und Mai eine größere Regenerationsfähigkeit als im Juni und besonders im Juli beobachtete. Schmalhausen (1925) fand bei Untersuchungen an den Larven von *Amblystoma*, daß Histogenese und Wachstum durch erhöhte Temperatur mehr beschleunigt werden als die Morphogenese.

Die Lumbriciden regenerieren im Winter und bei niederer Temperatur langsamer als in der Frühjahrs- und Sommerwärme, was auch Janda (1926) durch eigens darauf gerichtete Untersuchungen für *Criodrilus lacuum* bestätigte. Wenn dieser Oligochaet zwar bei einer an den Nullpunkt grenzenden Temperatur munter weiter lebt, so bringt er doch nur noch dürftige Regenerate hervor, die kümmerlich weiter wachsen. Ebenso sinkt die Regenerationsfähigkeit in der Nähe von + 35° C, um dann ganz aufzuhören. Eine Beschleunigung der Regenerationsprozesse in Wärmekulturen von 18 bis 24° C stellte auch K. Ortmann (1921) für *Stylaria lacustris* fest.

Auf die Regeneration der Planarien wirkt die höhere Sommertemperatur fördernd, die niedere Temperatur der weniger günstigen Jahreszeiten hemmend ein (Randolph, Flexner). Immerhin vermögen Planarien (nach Lillie und Knowlton) noch bei einer Temperatur

von 3° C zu regenerieren, doch ist dies die niederste Grenze, unter der dann die Regeneration eingestellt wird. Dem Minimum von 3° steht das Optimum von 29,7° gegenüber. Mit 31 und 32° wird die Regeneration bereits auffallend verlangsamt, bei 33° ist sie schon sehr unvollkommen, um bei 34° gänzlich aufzuhören, zumal auch die Lebensfähigkeit der Planarien mit 33—34° zu Ende geht. Bei diesen wie wahrscheinlich auch bei anderen sehr regenerationsfähigen Tieren fällt somit die Grenze der Regenerationsmöglichkeit mit derjenigen der Lebensfristung beinahe zusammen.

Für Süßwasserpolypen, besonders für den grünen konnte F. Peebles nachweisen, daß eine Temperatur von 26 bis 27° C dem raschen und guten Verlauf der Regeneration günstiger ist als eine solche von 28 bis 30°. Beim Steigen der Temperatur bis 32° wird das Ergebnis ungünstiger und noch mehr über 32° hinaus. Ungünstiger erwiesen sich auch niedere Temperaturen; schon bei 12° erscheint die Regeneration gegenüber den höheren Temperaturen stark verzögert. Im Anschluß hieran sei noch erwähnt, daß nach den von A. R. Moore an Stammstücken von *Tubularia* angestellten Untersuchungen die Hydranthenregeneration bei einer Temperatursteigerung von 10° C (innerhalb der Grenzen von 8° und 23°) etwa die dreifache Erhöhung erfährt und damit der Vant'Hoffschen R.G.T. (Reaktions-Geschwindigkeits-Temperatur)-Regel entspricht, nach welcher die Ablaufgeschwindigkeit chemischer Reaktionen und mit ihnen im gewissen Bereich auch der Lebensvorgänge bei einer Steigerung ven je 10° um das zwei- bis dreifache zunimmt.

5. Der Einfluß des Sonnenlichtes und anderer Strahlen

Wenn auch das Licht für die Tiere nicht dieselbe hohe Bedeutung hat, welche es für die allermeisten, d. h. für die Chlorophyllführenden Pflanzen wegen der Kohlenstoffassimilation besitzt, so braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß die Lichtstrahlen auch bei den Tieren einen wichtigen Einfluß auf die Lebensvorgänge ausüben. Welcher Art dieser Einfluß ist, wie die Lichtstrahlen auf den Tierkörper und die ihn zusammensetzenden Zellen einwirken, kann hier nicht untersucht werden. Jedenfalls hängen die Stoffwechsel- und andere Lebensvorgänge bis zu einem gewissen Grad von der täglichen Sonnenbelichtung ab, ohne welche die meisten tierischen Organismen nur ein kümmerliches Dasein führen. Allerdings pflegen zu der Lichtentziehung noch andere ungünstige Fak-

toren, wie die Beschränkung der Bewegungsfreiheit und überhaupt die Beeinflussung der ganzen Lebensführung, hinzuzukommen.

Dagegen scheint allerdings zu sprechen, daß nicht wenige Tiere mit einer verhältnismäßig geringen Lichtmenge oder ganz ohne Licht auskommen, wie die Bewohner der großen Meerestiefen oder die andauernd in der Erde und in Höhlen lebenden Tiere erkennen lassen. Doch sind dies besondere Verhältnisse, denen sich die Tiere so wie anderen sonst ungewöhnlichen Lebensbedingungen (hohen und niederen Temperaturen, großer Trockenheit oder Feuchtigkeit, Sauerstoffmangel, Parasitismus usw.) ganz allmählich angepaßt haben und die nichts gegen die sonstige Lebensnotwendigkeit der Lichtwirkung für die Tiere beweisen.

Bekanntlich führt bei den unter diesen besonderen Verhälthältnissen lebenden Tieren der Lichtmangel zu gewissen Abänderungen der Organisation, zu Rückbildungen, aber auch zu Neubildungen. In letzterer Hinsicht seien als besonders auffallende Veränderungen nur die Leuchtorgane der Tiefseefische, Cephalopoden, Crustaceen und anderer Tiere (Echinodermen, Anneliden, Coelenteraten) genannt. Auch die Augen selbst können eine Verbesserung erfahren, die nicht nur in einer beträchtlichen Vergrößerung, sondern auch in der Schaffung besonderer Einrichtungen zur geeigneteren Aufnahme und Verwertung der Lichtstrahlen bei solchen Krebsen, Tintenfischen und Fischen besteht, die im Grenzgebiet der Finsternis, also in deren oberen Schichten leben, wo ihren Augen in der herrschenden Dämmerung immerhin noch Lichtstrahlen zugehen.

Die als Rückbildung von Organen erscheinenden Veränderungen sind freilich die häufigeren. Zu ihnen gehört das durch die Entpigmentierung der Haut hervorgerufene Erblassen der Höhlentiere (Planarien, Blutegel, Krebse, Fische und Amphibien). Die Pigmentbildung der Tiere wird durch die Lichtwirkung gefördert und erweist sich teils als Schutzvorrichtung, aber auch für den Energieumsatz wie aus anderen biologischen Gründen als sehr wichtig für die Tiere. Unter den veränderten Lebensbedingungen der vom Licht abgeschlossenen Tiere fällt mit dessen Wirkung auch die äußerlich wahrnehmbare Pigmentierung weg und die von vielen Höhlentieren bekannte blasse, auch durchscheinende und milchige Beschaffenheit kommt dadurch zustande, wofür der Grottenolm *Proteus anguineus* als Beispiel angeführt zu werden pflegt.

Die Entfärbung ließ sich auch auf experimentellem Wege herbeiführen, wie durch monatelanges Halten von *Gammarus fluviatilis* erwiesen wurde, dessen Pigmentierung in etwa einem halben Jahr gänzlich verloren ging. Andererseits kehren Höhlentiere, die vorsichtig ans Licht gebracht werden, das manche von ihnen zunächst nicht vertragen können, nach Verlauf einiger Zeit zur Pigmentierung der Körperdecke zurück. Dies gilt z. B. für den *Proteus*, der unter der Lichtwirkung allmählich eine dunkle Färbung annimmt, wie man das Auftreten des Hautpigments auch bei dem bekannten, in Höhlen lebenden Amphipoden *Niphargus* beobachtete.

Auch in den Augen der Dunkeltiere tritt das Pigment zurück und kann völlig schwinden. Daß bei ihnen die Augen selbst mehr oder weniger zurück gebildet werden, ist eine bekannte Erscheinung, die an Tieren aus den verschiedensten Abteilungen (Turbellarien, Anneliden, Arthropoden, Mollusken und Wirbeltieren) zu beobachten war. Der Grad der Rückbildung ist je nach der ganzen Organisation, der Länge des Aufenthalts in lichtarmen oder lichtlosen Regionen und der Intensität des Lichtmangels recht verschieden. Zuweilen, wie in den Fazettenaugen der Gliedertiere (Tiefseekrebse, Höhlenkrebse und Höhleninsekten) werden einzelne Elemente oder Gruppen von solchen, ganze Komplexe von Ommatidien ausgeschaltet, bis die Rückbildung immer weiter geht und einen beträchtlichen Teil des Auges und schließlich das ganze Auge betrifft, wie auch Sehnerv und Sehganglion zurückgebildet werden können. Eingehenderes hierüber, sowie über die damit im Zusammenhang stehenden Erscheinungen findet sich in L. Plates Allgemeiner Zoologie und Abstammungslehre (Jena 1924) und in R. Hesses Tiergeographie (1924).

Was für die Arthropoden und andere Tiefsee- bzw. Höhlentiere gilt, trifft (unter Berücksichtigung der stark abweichenden Augenorganisation) auch für die Wirbeltiere, Fische und Amphibien zu, bei denen sich ebenfalls recht verschiedene Zustände der Rückbildung unterscheiden lassen. Leben diese Tiere im Dunkeln, werden sie aber immerhin, wenn auch nur von wenig Licht getroffen, so können die Augen zwar noch die normale Organisation aufweisen, aber schon erheblich kleiner sein. Mit dem durch viele Generationen ausgedehntem Aufenthalt im Finstern und der zunehmenden Anpassung an diese Lebensbedingungen tritt allmählich eine weitgehende Veränderung der Augenbestandteile ein: Verkleinern und beinahe gänzliches Schwinden der Linse, Zusammenschrumpfen des

Glaskörpers, der Netzhaut und anderer Teile, bis das unterdessen auch pigmentlos gewordene Auge von der früheren Augenstruktur kaum noch etwas erkennen läßt.

Wenn auch die Augen des *Proteus* nicht ganz so weit zurückgebildet sind, so bleiben sie doch ungefähr auf dem Zustand der sekundären Augenblase des Wirbeltierembryos stehen (Fig. 388). Ein solches rudimentäres Auge besitzt der neugeborene Olm, das zwar noch etwas wächst, aber doch unverhältnismäßig klein bleibt und beim erwachsenen Tier beinahe unsichtbar ist, da es von den sich weiter entwickelnden Hautteilen überdeckt wird. Überdies schwindet die Linse, wenn auch noch einige, jedoch recht unbeträchtliche Differenzierungen der Augenblase erfolgen (Kammerer 1912). Unter den gewöhnlichen Lebensbedingungen des Olms verbleibt das Auge in diesem Zustand, dagegen entwickelt es sich (nach Kammerers erfolgreichen Versuchen) im kräftigen Tageslicht und zeitweiser Rotbelichtung nach Verlauf mehrerer Jahre zu einem beinahe völlig normalen, ungefähr mit allem Zubehör (Cornea, Linse, Choriodea, Iris, Glaskörper, Retina) versehenen Auge, das nun auch äußerlich deutlich hervortritt (Fig. 389 und 390). Man sieht, daß dieses Auge gut entwickelt ist und es liegt kein Grund vor, daß es nicht die Sehfunktion ausüben könnte, wie dies denn auch von Kammerer (1913) nachgewiesen wurde.

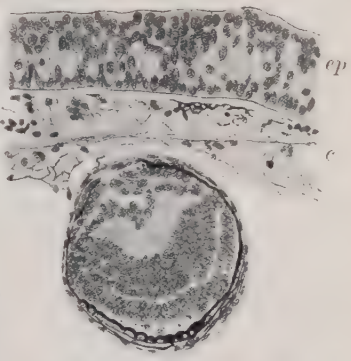


Fig. 388. Schnitt durch das unter der Haut gelegene, rudimentäre Dunkelauge eines neugeborenen Grottenmolches. Die Schichten sind nur wenig differenziert; unter der „Cornea“ die Linsenanlage; *ep* Epidermis, *c* Cutis (nach P. Kammerer)

Wenn vorher von einem Wiederauftreten der Pigmentierung bei Dunkeltieren die Rede war, welche sie vorher infolge der mangelnden Lichteinwirkung verloren hatten, so trifft dasselbe gerade auch auf die Augen zu. Bei dem schon erwähnten Höhlenkrebs *Niphargus* sind es besonders die Stellen der Körperoberfläche, welche früher die Augen trugen, an denen bei Belichtung das Pigment wieder auftritt. Der weitgehende Einfluß des Lichtes auf die Pigmentbildung ergibt sich bei nicht wenigen Tieren aus der Art ihrer Färbung auch unter gewöhnlichen Lebensbedingungen, indem ihre dem Licht ausgesetzten Körperteile oft stark gefärbt,

die vom Licht abgewendeten hingegen blaß oder auch ganz farblos sind. Das erscheint besonders bei solchen Tieren recht auffällig, die mit einer Körperseite dem Boden aufliegen, wie es bei den Pleuronectiden (Plattfischen) der Fall ist. Während die Oberseite dunkel

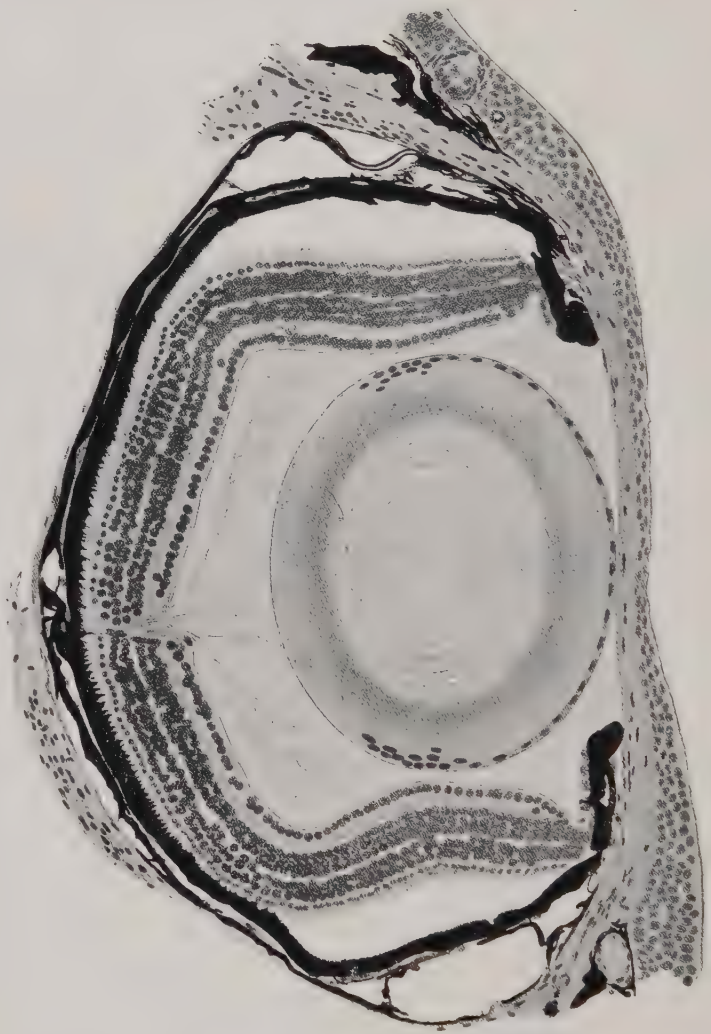


Fig. 389. Schnitt durch das Auge des im Tageslicht und unter Rothelichtung gehaltenen Olms; bei derselben Vergrößerung wie Fig. 388 dargestellt (nach KAMMERER)

gefärbt ist, bleibt die Unterseite so gut wie farblos, was insofern besonders bemerkenswert erscheint, als die nach unten gekehrte Seite bei einigen Plattfischen die rechte, bei anderen hingegen die linke ist. Dadurch tritt der Einfluß der Lichtwirkung auf die Ausfärbung der einen oder anderen Seite recht deutlich hervor und

dies konnte auf dem Wege des Experiments insofern noch klarer erwiesen werden, als es durch Belichten von unten her gelang, die Pigmentierung der sonst farblosen Unterfläche bei den Pleuronectiden wieder hervorzurufen (Cunningham).

In dieses Gebiet gehört die Beeinflussung der Färbung durch die Umgebung, zumal auch durch den Untergrund, die hier nur eben gestreift werden kann, indem an die entsprechend der Umgebung wechselnden Farben der Schmetterlingsraupen oder -Puppen, sowie an die je nach dem Untergrund verschiedene Pigmentierung bei Fischen und Amphibien erinnert wird. Wie dabei einige Faktoren zusammenwirken und nicht nur das Licht allein ausschlag-

Fig. 390. Im Tageslicht aufgezogener Proteus mit gut ausgebildeten Augen (nach Kammerer)

gebend ist, ergibt sich aus den Versuchen von Fischel an Salamanderlarven, deren Halten bei niederer Temperatur dunkle, bei höherer Temperatur dagegen hellere Färbung hervorrief. Ebenso gelang es Kammerer durch Temperaturerhöhung die dem weiblichen Geschlecht der Eidechsen *(Lacerta muralis)* zukommende Färbung in die männliche umzuwandeln.

Der Einfluß des Lichts auf die Entwicklungsvorgänge und damit auch auf die Regenerationsprozesse scheint im allgemeinen recht gering zu sein. So gelangte Driesch bei seinen mit Eiern von Seeigeln, Schnecken und Fröschen hinsichtlich der Wirkung verschiedenfarbigen Lichtes angestellten Versuchen zu dem Ergebnis, daß auf die Stadien der Organanlage weder Licht und Dunkelheit,

noch verschiedenfarbiges Licht irgend einen Einfluß ausüben. In späteren Entwicklungsstadien jedoch, besonders während der Metamorphose wird ohne weiteres ein gewisser Einfluß des Lichtes anzunehmen sein, der günstig wirkt, wenn er in den gewöhnlichen Grenzen bleibt, während stärkere Belichtung sowohl in früheren wie späteren Entwicklungszuständen je nach der Intensität mehr oder weniger erhebliche Veränderungen verursacht, wie z. B. die nach verschiedenen Richtungen an Embryonen und Larven von *Rana temporaria* angestellten Versuche Bohns zeigten.

Um den Einfluß des Lichtes auf die Regenerationsvorgänge zu prüfen, wurde eine ganze Anzahl von Versuchen an recht verschiedenartigen Tieren ausgeführt. Bei seinen schon früher (Kap. 16 S. 482) erwähnten Versuchen an Dekapoden über den Ersatz der Augen durch Antennen hielt C. Herbst die Krebse auch im Dunkeln, um festzustellen, ob der Lichtmangel von Einfluß auf diese Vorgänge ist, doch zeigte sich dabei keinerlei Unterschied gegen die im Hellen gehaltenen Tiere. Versuche über die Regeneration der Augen erschienen wegen der engen Beziehung dieser Organe zur Lichtwirkung besonders naheliegend, aber auch Morgan konnte Herbsts Ergebnisse nur bestätigen, daß die Wiederbildung eines Auges oder die Neubildung einer Antenne hauptsächlich davon abhängt, wie weit distal- oder proximalwärts das Auge und damit für die Art der Regeneration ausschlaggebende Bestandteile entfernt werden.

P. Lang (1912) glaubte aus einigen mit *Planaria polychroa* angestellten Versuchen schließen zu dürfen, daß seiner Vermutung entsprechend die Regeneration der Planarien durch Lichtabschluß begünstigt wird, wogegen Steinmann (1917) allerdings und wohl mit Recht einwendet, daß die geringe Zahl der Versuche ebenso wie ihr Verlauf den daraus gezogenen Schluß kaum erlaubten. Steinmann weist gleichzeitig auf die Angaben von Zweibaum (1915) hin, nach denen die Regeneration der Ovarien von *Polycelis nigra* im Dunkeln verzögert, durch Belichtung (allerdings bei optimaler Temperatur) beschleunigt wird. Auf die regenerationshemmende Wirkung anderer Strahlen bei Planarien wird noch zurückzukommen sein (S. 708).

Bei den nun schon weit zurückliegenden, zur Prüfung der Lichtwirkung von J. Löb an Hydroidpolypen angestellten Versuchen ergab sich, daß an Stöcken von *Eudendrium racemosum*, die ihre Polypen verloren haben, deren Neubildung beim Belichten, nicht aber im Dunkeln erfolgt. Stöcke, die, wie es im Aquarium zunächst

zu geschehen pflegt, ihrer Köpfchen verlustig gegangen waren und im Dunkeln gehalten wurden, bildeten hier keine neuen Hydranthen, sondern erst, wenn sie ans Licht gebracht wurden.

Versuche mit verschiedenfarbigem Licht ergaben, daß die stärker lichtbrechenden Strahlen die Regeneration befördern, die anderen sie eher hemmen als begünstigen. Während im blauen Licht die Köpfchenbildung energisch von statten ging, unterblieb sie im roten Licht, so daß dieses ungefähr wie Dunkelheit wirkte. Die vorher im roten Licht gehaltenen Stöckchen von *Eudendrium* gingen im blauen Licht alsbald zur Bildung von Hydranthen über. Nach den von Peebles an einer Anzahl von Hydroidpolypen *(Pennaria, Tubularia, Podocoryne, Bougainvillia)* angestellten Versuchen sollten diese allerdings bei der Neubildung der Hydranthen durch die verschiedenfarbigen Lichtstrahlen nicht beeinflußt werden.

Gewisse Unterschiede im Verhalten der Neubildungen gegenüber der Lichteinwirkung mögen überhaupt vorhanden sein, indem (nach den Beobachtungen von Peebles) einige Hydroidenstöcke, wie *Bougainvillia* und bis zu einem gewissen Grad auch *Tubularia* die Köpfchenbildung noch im Dunkeln zu bewerkstelligen vermögen. Dasselbe gilt nach den Versuchen von Gast und Godlewski auch für *Pennaria Cavolinii*. Torrey und Martin fanden sogar, daß *Obelia* im Dunkeln besser als im Licht die verlorenen Teile ersetzt. Auch nach den von Goldfarb (1906) gemachten Erfahrungen geht bei *Eudendrium* die Regeneration im Dunklen von statten, aber die Bildung neuer Hydranthen kann nur eine gewisse Zeit fortgesetzt werden, um dann aufzuhören. Überdies ergibt sich die Bedeutung der Lichteinwirkung auf diesen Polypen auch daraus, daß vorausgehende Belichtung genügt, um die Köpfchenbildung unter Lichtabschluß eine zeitlang in Gang zu halten. Unterbleibt die Belichtung, so wird die Erzeugung von Polypen nach einer Reihe von Tagen eingestellt und sie beginnt erst wieder, wenn das Stöckchen eine neue Belichtung erfährt. Diese braucht nur kurz zu sein; eine Belichtung von zwölf Minuten genügt, um das Stöckchen zu neuer Polypenbildung anzuregen und das gleiche läßt sich später, wenn die Köpfchenbildung zurückgeht, noch mehrmals wiederholen.

Ebenso können die Stöckchen von *Pennaria tiarella*, die im Verlauf von 48 Stunden im Dunklen ihre Hydranthen verloren und zu ihrer Wiederbildung nicht im stande waren, falls der Aufenthalt im Dunklen nicht zu lange dauerte, nach drei- bis vierstündiger heller Belichtung zur Neubildung der Köpfchen zurückkehren.

Die Beeinflussung der Regenerationsvorgänge am Polypenstock ergab sich auch aus anderen Beobachtungen von Peebles, die durch Abschneiden von Stammstücken erzielt wurden und bei *Eudendrium, Tubularia* und *Pennaria* eine Verzögerung und Abnahme der Polypenbildung in der Dunkelheit erwiesen. Wenn neue Köpfchen gebildet wurden, so geschah dies nur im geringen Maß, mehr dagegen wurden Stolonen erzeugt, während die Stöckchen im Hellen wieder zu reichlicher Hydranthenbildung übergingen — An *Hydra* stellte King eine gewisse Beeinflussung der Regenerationsvorgänge durch die Lichtwirkung insofern fest, als Polypen, die während der ganzen Zeit ihrer Regeneration im Dunklen gehalten wurden, weniger Tentakeln entwickelten, als dies unter dem Einfluß des Lichtes geschah.

Fig. 391. Zur Erläuterung des Heliotropismus der bei *Sertularella polyzonias* an Stelle von Hydranthen gebildeten Stolonen; der Pfeil zeigt die Einfallrichtung des Lichtes an (nach H. Driesch)

Eine erhöhte Knospenneubildung und somit ein stärkeres Wachstum im Dunklen zeigten gewisse marine Bryozoen *(Electra pilosa* nach Marcus 1926). Stärkere Belichtung hat Wachstumshemmung zur Folge, was offenbar auf den Aufenthalt der Stöcke in weniger stark belichteten Regionen zurückzuführen ist. Versuche, die Wachstumsrichtung bei den Bryozoen festzustellen, ergaben, daß sich diese weder nach dem Hellen noch Dunklen ändert, ein positiver oder negativer Phototropismus also nicht nachzuweisen ist, wie gleich hier in Vorwegnahme der nachfolgenden Ausführungen erwähnt sei.

Der Einfluß, den das Licht auf die Wachstumsvorgänge ausübt, war ebenfalls am ehesten an festsitzenden Tieren festzustellen. Bekannt sind in dieser Beziehung wieder die von J. Löb, sowie von H. Driesch angestellten Versuche. An einem Hydroidpolypen, *Sertularella polyzonias,* wies Driesch für die unter gewissen Umständen eintretende Stolonenbildung nach, daß sie durch das Licht folgendermaßen beeinflußt wird (Fig. 391). Wenn der Polyp durch Befestigen auf einer Glasplatte zu einem, von dem natürlichen Zustand abweichenden Wachstum gezwungen wird, so erweisen sich die Stolonen erster Ordnung als negativ heliotropisch, indem sie sich vom Licht abwenden (Fig. 391). Darauf bilden sich Stolonen zweiter und dritter Ordnung, die positiv heliotropisch sind, worauf wieder ein negativ heliotropischer Sproß wie der erste auftritt (Fig. 391).

Derartige Tropismen beschrieb Löb in sehr anschaulicher Weise von anderen Hydroidpolypen. Sie gleichen ungemein den als Phototropismus von den festgewachsenen Pflanzen bekannten Erscheinungen und werden diesen auch von Löb ganz gleichgestellt. Das

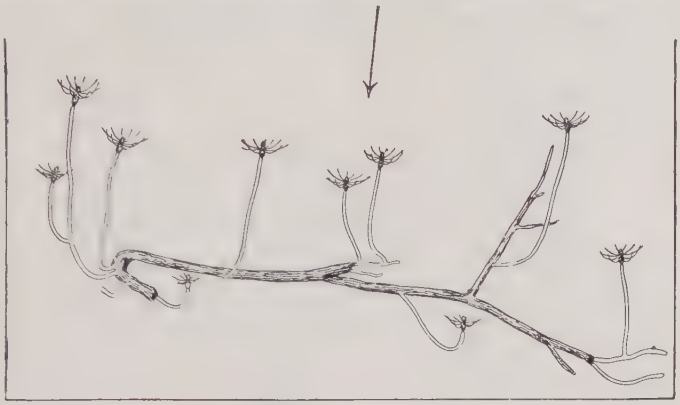


Fig. 392. Heliotropismus von *Eudendrium*; aufrechtes Wachstum der Polypen gegen die (durch den Pfeil) angedeutete Einfallsrichtung der Lichtstrahlen (nach J. Löb)

von ihm gewählte Beispiel des *Eudendrium*-Stockes erläutert dieses Verhalten in vortrefflicher Weise. Die Hydranthen stellen sich (positiv heliotropisch) nach dem Licht ein (Fig. 392) und wenn die Richtung, aus der die Lichtstrahlen einfallen, geändert wird, so

Fig. 393. Schräges Wachstum der Polypen (*Eudendrium*) bei geändertem Lichteinfall (nach J. Löb)

geschieht dasselbe (Fig. 393). In welcher Weise die Lichtwirkung auf den Organismus erfolgt, welche Teile des Körpers es sind, die davon beeinflußt werden und die veränderte Wachstumsrichtung ermöglichen, hängt von der Organisation der betreffenden Tiere ab

und bedarf im einzelnen Fall einer genaueren Untersuchung. Das ergibt sich besonders aus dem Verhalten der ebenfalls von Löb daraufhin geprüften Röhrenwürmer.

Die auf den Boden des Aquariums gelegten Röhrenwürmer (*Spirographis*) beginnen im Verlauf einiger Tage das Vorderende

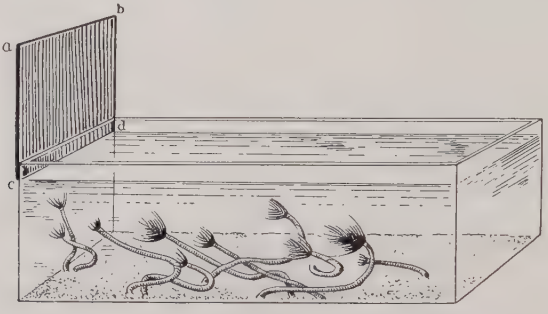


Fig. 394. *Spirographis Spallanzanii*, Krümmung der vorher am Grunde liegenden Röhrenwürmer in der Richtung des unter dem Schirm (*a*, *b*, *c*, *d*) einfallenden Lichtes (nach J. Löb)

emporzukrümmen, wozu sie infolge der Biegsamkeit ihrer Röhre befähigt sind (Fig. 394). Wird der Lichteinfall so geregelt, daß er nur in einer bestimmten Region und Richtung erfolgt (Fig. 395 nur unter dem Schirm), so wenden sich die Vorderenden der Würmer mit den Tentakelkronen nach dieser Richtung (Fig. 395). Dies sind gewiß die in der Hauptsache lichtempfindlichen Teile, aber die Krüm-

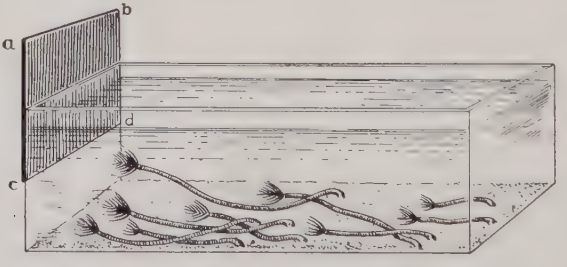


Fig. 395. Krümmung der Würmer nach der Richtung des unter dem Schirm (*a*, *b*, *c*, *d*) einfallenden Lichtes (nach J. Löb)

mung selbst erfolgte an den weiter zurückliegenden mittleren, durch die Röhre geschützten und für die Lichtstrahlen gewiß weniger zugänglichen Körperteilen (Fig. 394).

Selbst die von einer starren Kalkröhre umgebenen Röhrenwürmer, z. B. *Serpula uncinata* (*Hydroides pectinata*) sind dazu

befähigt, das Vorderende gegen die Lichtrichtung einzustellen, indem sie die Kalkröhren durch Anbau neuer Substanz verlängern und dadurch das Vorderende in die gewünschte Stellung bringen.

Es ist nicht zu bezweifeln, daß ähnliche Einwirkungen des Lichtes auf die Wachstums- und Gestaltungsvorgänge auch bei anderen festsitzenden Tieren eine Rolle spielen. Eigentlich ist hier nicht der Ort, auf diese Erscheinungen näher einzugehen, doch durften sie andererseits auch nicht völlig übergangen werden. Im übrigen sei außer auf Löbs Untersuchungen und seine zusammenfassende Darstellung der Tropismen, auf die sich mit diesen und ähnlichen Fragen beschäftigenden Werke von v. Buddenbrock (1924), Stempell-Koch (1923) und P. Krüger (1926) verwiesen, wobei auch H. Erhards Kritik der Tropismenlehre (1923) besonders im Hinblick auf den Vergleich mit dem Phototropismus der Pflanzen nicht unerwähnt bleiben darf.

Aus der medizinischen Lichtbehandlung mit Sonnen- und Röntgenstrahlen ist bekannt, wie die Bestrahlung anregend, aber auch hemmend und direkt schädigend wirken kann. Es gibt Tiere genug, deren Leben sich im Schatten oder doch in weniger hellem Licht abspielt und die daher eine intensive Belichtung nicht vertragen. Von dem extremen Fall der Höhlentiere, die, ans Tageslicht gebracht, zugrunde gehen, war schon vorher die Rede, aber auch viele andere Tiere vermögen grelles Tageslicht oder gar direkte Sonnenbelichtung nicht auszuhalten. Von der Pigmentierung, die den Tieren einen gewissen Schutz gegen zu starke Belichtung gewährt und sie in ihrer Entwicklung vom Licht abhängig ist, mußte schon vorher gesprochen werden. Ein Beispiel für Tiere, die im Dunkeln leben und durch Lichtwirkung geschädigt werden, liefern die Regenwürmer. Dunkle Individuen sind nach Zielinskas Beobachtung gegen den Lichteinfluß widerstandsfähiger als helle, wie auch die durch Regeneration neuentstandenen hellen Körperteile durch Lichtwirkung leichter geschädigt werden als die alten pigmentierten Teile.

So ist es begreiflich, daß ungewöhnliche Strahlen, wie Röntgen-, Becquerel-, Radiumstrahlen usw. zwar unter Umständen anregend und heilend, wie bei krankhaften Veränderungen, aber im allgemeinen mehr hemmend wirken. Wie sich dies bei embryonalen und larvalen Entwicklungsvorgängen gezeigt hat, so auch bei der Regeneration. Das wurde z. B. für Planarien von Bardeen und

Baetjer bei der Einwirkung von Röntgenstrahlen festgestellt. Diese wirken hemmend auf die Zellteilungsvorgänge und damit auf die Neubildung von Gewebe ein, so daß die Regeneration schwächer wird oder gänzlich unterbleibt. Damit stimmen die Ergebnisse der von Schaper ebenfalls an Planarien vorgenommenen Versuche überein.

Ähnliches ließ sich auch für ganz andere Objekte, nämlich für Amphibienlarven beobachten, indem die Regeneration der Molchbeine nach Radiumbestrahlung zwar in der gewöhnlichen Weise beginnt, sodann aber verzögert wird und zum Stillstand kommt, um schließlich mit Gewebszerfall zu enden (A. Schaper). Nach Torraca beeinflussen die ultravioletten Strahlen die Regeneration des Schwanzendes bei *Triton* dadurch, daß die Zellteilungen anormal verlaufen, die Zellen selbst geschädigt werden und, soweit sie erhalten bleiben, eine Pigmentierung annehmen, die sonst nicht vorhanden ist. Von den Wirkungen, die durch ultraviolette Strahlen auf die Tiere ausgeübt werden, war schon früher bei Besprechung der Reizwirkungen die Rede (M. A. Hinrichs 1924, Kap. 23 S. 637).

6. Elektrische und chemische Einflüsse

Schon von O. E. Frazee (1909) war angegeben worden, daß schwächere elektrische Ströme die Schwanzregeneration der Amphibienlarven (*Rana pipiens* und *Amblystoma*) günstig beeinflussen, stärkere Ströme hingegen hemmend auf sie einwirken. Von den Reizwirkungen des elektrischen Stromes und deren Beziehungen zu der Polarität des Körpers, sowie zu dessen Verhalten in verschiedenen Regionen und Zuständen mußte bereits in früheren Abschnitten (Kap. 17 und 23 S. 529 und 635) gesprochen werden. Dasselbe gilt von dem Einfluß chemischer Substanzen auf den Tierkörper. Einstweilen handelt es sich bei allen diesen und ähnlichen Versuchen um wasserlebende Tiere, meist Hydroidpolypen, Planarien und Anneliden, welche die entfernten Teile verhältnismäßig rasch regenerieren und durch Vermittlung des umgebenden Wassers leichter zu beeinflussen sind. Etwaige Änderungen in der chemischen Beschaffenheit, bei marinen Tieren besonders des Salzgehalts, erweisen sich für die Lebensvorgänge sehr wesentlich. Daß dies zumal für solche Tiere in Betracht kommt, die ihren Standpunkt nicht zu ändern vermögen, liegt auf der Hand und wurde schon vorher erwähnt. Versuche, die E. Marcus (1926) mit Meeresbryozoen

ausführte, ergaben bei beträchtlicher Erhöhung oder Verminderung des Salzgehalts z. B. eine Herabsetzung der Reizbarkeit. Welche hohe Bedeutung die chemische Zusammensetzung des umgebenden Wassers für die Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge besitzt, ging aus den nach dieser Richtung angestellten, umfangreichen Versuchen von C. Herbst u. a. hervor. Soweit diese Dinge hier in Frage kommen, mußten sie bei Besprechung der Abhängigkeit von der Umgebung (S. 683ff.) und in dem Kapitel über die Reizwirkungen bereits behandelt werden (S. 625ff.).

26. Kapitel

Ergebnisse und Schlüsse[1])

In der Einleitung wurde die Frage aufgeworfen: Woher es kommt und wie es möglich ist, daß am Körper eines Tieres verloren gegangene Teile in derselben Gestaltung, in welcher sie vorher vorhanden waren, von solchen Partien aus gebildet werden, die ihnen ungleichartig sind, also etwa, um ein gut bekanntes und viel untersuchtes Beispiel dafür zu wählen: die Hand des Salamanders von der durchschnittenen Handwurzel aus oder der Unterarm mit der Hand vom Ellbogengelenk her, schließlich auch der ganze Arm, wenn er samt dem Schulterblatt entfernt wurde. Immer werden die fehlenden Teile der Extremität wenigstens ungefähr in der früheren Form und Struktur wieder hergestellt. — Wird einer Planarie oder einem Ringelwurm der Kopf abgeschnitten, was bei der ersteren sogar recht weit nach hinten geschehen kann, so vermögen Körperpartien ganz anderer Art das verlorene Vorderende von neuem herzustellen und zwar ebenfalls ungefähr in der gleichen Ausbildung, die es vorher besaß.

Überraschend erscheint in den genannten wie in vielen anderen Fällen die Tatsache, daß die bereits bis ins Einzelne hinein differenzierten Körperteile andere von abweichender Gestalt und Struktur zu liefern vermögen. Das ist diejenige Frage, die sich immer von neuem als die für das ganze Regenerationsproblem besonders wichtige

---

1) Alle die in den vorhergehenden Betrachtungen gewonnenen Ergebnisse in dieser Zusammenfassung zu berücksichtigen, ist bei der großen Fülle des Stoffes unmöglich, vielmehr sollen nur diejenigen Fragen berührt werden, die von allgemeinerer Bedeutung für das Regenerationsproblem sind. Daraus ergibt es sich von selbst, daß eine Anzahl der in den einzelnen Kapiteln behandelten Fragen ausscheiden mußte, wenn sich diese Ausführungen nicht zu umfangreich gestalten sollten. Für alles das, was hier wegblieb, es betrifft besonders die früheren, aber auch spätere Kapitel, sei auf die betreffenden Abschnitte selbst verwiesen.

und ausschlaggebende in den Vordergrund stellt. Die Erscheinung ist im Grunde dieselbe, ob es sich um hochstehende oder sehr niedere Tierformen handelt, denn bei einem Gliedertier wird von dem Gliedmaßenstumpf nahe am Körperstamm die ganze Extremität neu gebildet und ein Hydroidpolyp regeneriert aus dem weit nach hinten gelegenen Querschnitt die Tentakelkrone des Vorderendes.

Die Regeneration kehrt damit zu den von der Embryonalentwicklung bekannten Erscheinungen zurück, für die es gerade gilt, daß andersartige Gebilde als die bereits vorhandenen entstehen. Zum Wesen der Entwicklung gehört es, daß aus undifferenzierten differenzierte Teile hervorgehen und daß diese Differenzierung immer weiter fortschreitet bis der Organismus die endgiltige Ausbildung seines äußeren und inneren Baues erlangt. Bei regenerierenden Organismen kann diese schon längst vorhanden sein und dennoch treten die Neubildungen auf. Darin besteht gerade der Unterschied der Regeneration von der Embryonalentwicklung, worauf im Hinblick auf etwa vorhandenes indifferentes Reservematerial noch zurückzukommen ist.

Was hinsichtlich des Ersatzes von Körperteilen für den zellenreichen Organismus gilt, trifft auch für die Protisten, d. h. also für Einzelzellen zu, denn wie ein Wurm seinen Kopf mit allem Zubehör neu bilden kann, so auch der *Stentor* oder irgendein anderes Infusor das Vorderende mit dem die Mundöffnung umgebenden, oft recht kompliziert gebauten Wimperapparat. Wie das Vorderende kann auch das Hinterende regeneriert werden und ebenso gilt dies für andere Partien des Körpers. Dementsprechend vermögen kleine, aus dem Körper herausgeschnittene Teilstücke die an ihnen nicht vorhandenen Organellen zu ersetzen.

Für die Protozoenzelle ist überdies die Regeneration ganz unentbehrlich, da bei ihrer (den gewöhnlichen Fortpflanzungsakt darstellenden) Teilung an jedem der beiden neu entstehenden Individuen zum mindesten die dabei entfernten Organellen des Vorder- oder Hinterendes zu ersetzen sind. Dementsprechend stellt die Regeneration bei den Einzelligen in Verbindung mit ihrer ungeschlechtlichen Fortpflanzung eine ständige Einrichtung dar, die außerdem infolge der damit im Zusammenhang stehenden umfangreichen Rück- und Neubildungen nicht selten tief eingreifender Natur ist. Letzteres gilt auch für andere Rückbildungsvorgänge an Protozoenzellen, wie sie mit dem Übergang in Ruhezustände oder mancherlei Degenerationserscheinungen verbunden und von einer Neubildung

der betreffenden Teile gefolgt sind. Derartige, gerade auch die geschlechtliche Fortpflanzung begleitende Rück- und Neubildungen sind der Protozoenzelle ganz unentbehrlich, es sei nur an die Konjugation der Infusorien erinnert.

Weniger verbreitet, nicht so leicht durchführbar und offenbar auch weniger notwendig ist die Regeneration der einzelnen Zellen im Organismus der Vielzelligen und dennoch lernten wir eine Reihe von Fällen kennen, in denen auch die Einzelzelle des Metazoenkörpers als solche regenerationsfähig ist. Diese Tatsache in Verbindung mit dem Verhalten der einzelligen Organismen läßt die Regeneration als eine den Zellen ursprünglich zukommende Eigenschaft erscheinen.

Ist man geneigt, eine solche Annahme zu machen, d. h. der lebenden Substanz, also dem vom Kern beherrschten Protoplasma das Regenerationsvermögen zuzuschreiben, so ist damit noch nicht dieselbe Eigenschaft des vielzelligen Körpers erklärt. Wenn die einzelne Zelle regeneriert, so ist das etwas ganz anderes, als wenn sich der Vorgang an einem vielzelligen Organismus vollzieht. Zellenregeneration als solche kann zwar, wie schon erwähnt, auch an ihm stattfinden, aber sie bildet die Ausnahme. Im Gegenteil pflegen Zellen, die bei der Verletzung vielzelliger Organismen selbst davon betroffen wurden, auch wenn sie nicht eigentlich zerstört waren, zugrunde zu gehen. Sie sind es jedenfalls nicht, abgesehen von der möglicherweise von ihnen ausgehenden Reizwirkung (Wundhormonwirkung), durch welche die Neubildung bewirkt wird, sondern diese geht vielmehr von unverletzten Zellen aus, die in Teilung eintreten und zumeist durch Vermittlung eines indifferenten Zustandes den Ersatz der verlorenen Teile bewirken.

Die Entstehung der vielzelligen Organismen, gleichviel ob Pflanzen oder Tiere, vermögen wir uns einstweilen kaum anders vorzustellen als durch Koloniebildung von Protisten, d. h. durch Vereinigtbleiben der infolge der Teilung auseinander hervorgegangenen Einzelzellen. Besaßen diese das Regenerationsvermögen, so muß es zunächst auch den Koloniezellen noch zugekommen sein. Verletzte Zellen der ursprünglichsten, noch zellenarmen Kolonien konnten ausheilen und dadurch erwies sich auch die Kolonie selbst als regenerationsfähig. Mit zunehmendem Umfang und Zellenreichtum verlor sich das Regenerationsvermögen der Einzelzellen und wurde beim Verlust eines Teiles der Koloniezellen durch beschleunigte Vermehrung der unberührt gebliebenen Zellen ersetzt. Dadurch

ging die bisherige Regeneration der Einzelzellen auf die ganze Kolonie über und der Zustand, daß nicht die verletzten Zellen, sondern andere, nicht direkt beteiligte Zellen bei der Regeneration in Tätigkeit treten, war damit bereits erreicht. Er erwies sich fernerhin als der bleibende.

Zunächst waren die Zellen der Kolonie noch ziemlich gleichartig. Die infolge von Verletzungen einsetzende Zellvermehrung unterschied sich kaum von derjenigen, die dem gewöhnlichen Wachstum der Kolonie diente. Auch die an dieser eintretende Differenzierung war anfänglich noch eine sehr unbedeutende, so daß sich der Ersatz der erst wenig differenzierten aus den undifferenzierten Zellen leicht bewirken ließ. Mit der ganz allmählich fortschreitenden Differenzierung wird sich darin kein wesentlicher Unterschied gezeigt haben und so ergaben sich bei der immer weiter zunehmenden Organ- und Gewebesonderung schließlich die Verhältnisse, wie wir sie jetzt bei den vielzelligen Organismen finden. Die zunächst sehr überraschende und unverständliche Tatsache, daß gänzlich ungleichartiges von einem Zellenmaterial geliefert wird, das ursprünglich gar nicht dafür bestimmt war, verliert durch diese Betrachtungsweise viel von der ihr vorher anhaftenden Unwahrscheinlichkeit.

Es scheint, daß die indifferenten Zellen die Fähigkeit bewahren, nach erneuten Teilungen zu denjenigen Differenzierungen überzugehen, die für den Ersatz der verlorengegangenen Teile notwendig sind. Dazu muß genügend indifferentes Zellenmaterial gegeben sein, sei es, daß tatsächlich indifferent gebliebene, noch von der Embryonalentwicklung herrührende Zellen vorhanden sind und eintretenden Falles zur Teilung übergehen, sei es, daß eine Rückkehr bereits differenzierter Zellen in den indifferenten Zustand möglich ist. In beiden Fällen verfügt der Organismus über Material zum Ersatz der an ihm eingetretenen Verluste. In den dieses Material zusammensetzenden Zellen liegt die Fähigkeit nicht nur zur Lieferung, sondern auch zur Ausgestaltung der neu zu bildenden Körperteile in der Form und Struktur, die sie früher besaßen. Die Potenz hierfür muß offenbar in den Zellen vorhanden sein; inwieweit sie begrenzt ist oder eine Totipotenz der Zellen besteht, bleibt dahingestellt. Dies dürfte sich in den einzelnen Fällen verschieden verhalten und könnte erst durch genauere Prüfung zu entscheiden sein. Anzunehmen ist überdies, daß außer der Potenz zur Wiederbildung verlorener Teile ein leitender und richtender Einfluß der angrenzenden Körperpartien, vermutlich auch des Gesamtorganismus besteht.

In zweierlei Hinsicht fügen sich Regenerationsvorgänge in das natürliche Geschehen am Organismus der Metazoen ein, nämlich bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung und bei der sogen. physiologischen Regeneration. In letzterer Beziehung findet sich die Fähigkeit zur Neubildung von Zellen und Zellenkomplexen, die beim Funktionieren der verschiedenen Organe verbraucht und und ersetzt werden, von den niedersten bis zu den höchsten Metazoen. Es sind ganz verschiedenartige Organe und Körperteile, die davon betroffen werden und wie die früheren Darlegungen (im 4. Kapitel) zeigten, vollzieht sich diese „physiologische Regeneration" unter Umständen in sehr großem Umfang. Aus der weiten Verbreitung des Vorgangs läßt sich ebenfalls der Schluß auf die Ursprünglichkeit der Regenerationserscheinungen ziehen. Bei den einfachsten Metazoen vorhanden, wurden sie mit zunehmender Organisationshöhe als physiologische Regeneration dort bewahrt, wo es notwendig erschien; auch erfuhren sie unter besonderen Umständen noch eine Verstärkung, wofür die Erneuerung der Körperepithelien, das teilweise Abstoßen und die Neubildung der Hautdecke, der Verbrauch und Ersatz von Drüsen, Zähnen und ähnliche Vorgänge, besonders auch das Abwerfen und Nachwachsen der Geweihe recht lehrreiche Beispiele liefern.

Wie bei den Einzelligen sind auch bei den Vielzelligen mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung Regenerationsvorgänge untrennbar verbunden. Wenn anzunehmen ist, daß schon die niedersten mehrzelligen Organismen, die wir nicht kennen und die vermutlich aus einer ganz geringen Zellenzahl bestanden, die Fähigkeit zur Teilung besaßen, so muß an den dabei zustande kommenden Individuen ein Ersatz der verlorengegangenen Teile stattgefunden haben. Das gleiche kennen wir von allen heute lebenden niederen und höheren Metazoen, die das Teilungsvermögen bewahrten oder es von neuem erlangten. Gleichviel ob die Teilung unter dem Bild der Architomie oder Paratomie erfolgt, stets ist die Wiederherstellung fehlender Teile damit verbunden, welches Verhalten ebenfalls geeignet erscheint, der Regeneration den Charakter der Ursprünglichkeit zu verleihen.

Wenn die Regenerationsfähigkeit eine den Organismen von Anfang an zukommende Eigenschaft ist, so erklärt sich daraus auch die Einrichtung des Abwerfens und Ersatzes von Körperteilen, die wir als Autotomie kennen. Sie steht in gewissen Beziehungen sowohl zur „physiologischen Regeneration", wie zur ungeschlechtlichen

Fortpflanzung. Daß bei der ersteren ständig mehr oder weniger umfangreiche Gewebs- und Körperteile abgestoßen und wieder ergänzt werden, wurde gerade vorher erwähnt. Bei der Autotomie tritt unter Umständen ein Zerfall des Körpers in so umfangreiche Teilstücke ein, daß jedes von ihnen nach Ersatz der verlorenen Körperpartien zu einem vollständigen Tier werden kann; es sei nur an die abgelösten und sich ergänzenden Seesternarme (Fig. 123 und 124 S. 163ff.) oder an den spontanen Zerfall mancher Ringelwürmer (*Lumbriculus*) in eine Anzahl von Teilstücken erinnert, von denen jedes zu einem neuen Individuum werden kann. Von dem als ungeschlechtliche Fortpflanzung (Architomie) angesehenen Zerfall eines anderen Anneliden in Teilstücke, die sich zu vollständigen Individuen ergänzen (Fig. 133—135 S. 189ff.), ist dann kaum noch ein wesentlicher Unterschied. In beiden Fällen hat die Regeneration außerordentlich viel zu leisten bis das ganze wieder hergestellt ist.

Das sind extreme Fälle von Autotomie, denen andere gegenüberstehen, bei welchen nur verhältnismäßig geringe Teile des Körpers abgestoßen und ersetzt werden, wie etwa Stücke des Schwanzes bei den Eidechsen, Glieder der Extremitäten bei Krebsen, Spinnen, Insekten und anderen Gliedertieren, Körperanhänge bei Mollusken und Anneliden, Tentakel der Polypen usw. Auch diese Erscheinung findet sich also von den niedersten bis zu den höchsten Metazoen (Vertebraten) und kommt bereits den Einzelligen zu, wodurch der Eindruck noch verstärkt wird, daß es sich auch dabei um eine ziemlich ursprüngliche, durch das Vorhandensein der Regenerationsfähigkeit ermöglichte Einwirkung handelt.

Die Selbstverstümmelung in Verbindung mit dem Ersatz der verlorenen Teile erweist sich als eine für die Lebenserhaltung der betreffenden Tiere ungemein nützliche Einrichtung, weshalb es nahe lag, sie nicht nur zu bewahren, sondern auch zu befestigen. Letzteres geschieht in besonders einleuchtender Weise durch die sogenannten Bruchgelenke, d. h. durch jene Vorrichtungen, welche bei manchen Tieren, das Ablösen einzelner Körperteile an bestimmten Stellen erleichtern. Gerade derartige Einrichtungen mußten zur Stärkung jener anderen Auffassung dienen, welche in der Regenerationsfähigkeit der Tiere eine Anpassungserscheinung sah, die durch Selektion eine zunehmende Verstärkung erfuhr. Nach dieser Anschauung sollten es besonders ausgesetzte Körperteile sein, die leicht in Verlust geraten und mit Vorliebe wieder ersetzt werden, während dies bei geschützten Partien weniger oder überhaupt nicht

der Fall wäre. Dem widersprechen freilich die Versuche, welche zeigten, daß geschützte Körperanhänge kaum weniger gut regenerieren als solche, die freier liegen und Verletzungen mehr ausgesetzt sind. Überdies erwiesen sich auch innere Organe, die nach jener Annahme nicht regenerationsfähig sein sollten, als mit einem mehr oder weniger weitgehendem Regenerationsvermögen ausgestattet.

Ist die Regeneration eine dem Organismus eigentümliche Eigenschaft, so fällt es auf, daß sie nicht allen Tieren zukommt, besonders aber, daß sie bei nahe verwandten Formen in stärkster Weise ausgebildet sein, aber auch gänzlich fehlen kann. Manche Strudelwürmer zeigen ein ungemein weitgehendes Regenerationsvermögen, bei anderen ist es in recht geringem Maß vorhanden oder fehlt beinahe ganz. Selbst einzelne Planarienarten unterscheiden sich von ihren, durch ein vortreffliches Regenerationsvermögen ausgezeichneten nächsten Verwandten dadurch, daß sie ähnlich den meisten rhabdocölen Turbellarien nur eine recht beschränkte Regenerationsfähigkeit aufweisen. Ebenso finden sich unter den limikolen Oligochaeten solche, die in ungewöhnlichem Maß verlorene Körperteile ersetzen und andere, denen dies nur in recht geringem Umfang möglich ist. Ähnlich liegen die Verhältnisse in anderen, sowohl höheren wie niederen Abteilungen des Tierreichs: die Schwanzlurche mit ihrem Gliedmaßenersatz zeigen ein weitgehendes, die Anuren dagegen ein geringeres Regenerationsvermögen. Viele Arthropoden sind befähigt, die Gliedmaßen mit Leichtigkeit abzuwerfen und zu ersetzen, während dies anderen große Schwierigkeiten bereitet oder gar nicht gelingt, wie überhaupt in den einzelnen Abteilungen des Tierreichs solche vorkommen, die gegenüber anderen, auch sehr nahestehenden Tieren durch ein ungewöhnlich weitgehendes Regenerationsvermögen ausgezeichnet sind. Wie unter den Turbellarien für die Planarien oder unter den Anneliden für den *Ctenodrilus* und *Lumbriculus*, so gilt dies unter den Stachelhäutern für die Seesterne, besonders für die *Linckia* (Fig. 123 und 124 S. 163ff.) oder unter den Coelenteraten für die Hydren und Actinien.

Sucht man nach den Ursachen für diese Erscheinungen, so fällt es leider recht schwer, einen einigermaßen stichhaltigen Grund für die großen Verschiedenheiten in dem Verhalten gegenüber der Regeneration ausfindig zu machen. Zwar läßt sich der Ausweg treffen, daß aus Gründen, die in der Organisation und in den Lebensverhältnissen der betreffenden Tiere liegen, die Regenerationsfähigkeit im einen Fall verstärkt, im anderen Fall zurückgedrängt

und verringert wurde, doch ist damit nicht viel gewonnen. Denn bei manchen dieser Tiere, von denen die einen mit stark entwickeltem, die anderen mit geringem Regenerationsvermögen ausgestattet sind, ist die Organisation, soweit wir es zu beurteilen vermögen, eine sehr übereinstimmende und auch in den Lebensumständen läßt sich keine nennenswerte Verschiedenheit wahrnehmen. Die Gründe für die gut entwickelte Regeneration der einen und ihren Mangel bei den anderen, ihnen nahestehenden Tieren müssen noch anderer Art sein, lassen sich aber einstweilen nicht erkennen.

Wenn die Regeneration eine ursprüngliche Eigenschaft der Organismen ist, so besteht die Möglichkeit, daß sie zwar vorhanden, aber nur schwach ausgeprägt ist, um wieder hervorzutreten, sobald sich das Bedürfnis dafür ergibt. Dadurch könnte das verschiedenartige Verhalten der einander nahestehenden Tiere eine gewisse, wenn auch nicht besonders befriedigende Erklärung finden. Hierbei kämen also vor allen Dingen Erbfaktoren in Frage und wir gelangen damit zu einem Punkt, der schon früher (Kap. 18) behandelt wurde und auf den nicht von neuem eingegangen werden soll, nämlich ob gewisse, bei der Regeneration auffallende Erscheinungen als Rückschlag auf ehemalige Organisationsverhältnisse (Atavismus) aufzufassen sind oder ob eine derartige Anschauung nicht zulässig ist. Trotz mancher dagegen sprechenden Erfahrungen und Annahmen gelangten wir zu dem Schluß, daß die Möglichkeit einer phylogenetischen Erklärung nicht ganz von der Hand zu weisen sei.

Bereitet schon die Erklärung der gewöhnlichen Regenerationsvorgänge Schwierigkeiten, so gilt das in noch weit höherem Maß für diejenigen Erscheinungen, bei denen die Neubildungen ganz andersartiger Natur sind, als die verlorengegangenen Teile, wie wir es von der Heteromorphosis und Homöosis kennen. Wir sind geneigt, sowohl dem pflanzlichen wie tierischen Körper eine Polarität zuzuschreiben und verstehen darunter die Ausgestaltung entgegengesetzter Regionen, die sich morphologisch und physiologisch verschieden verhalten. Bezüglich ihrer Regeneration zeigen die beiden Pole dasselbe Verhalten wie andere Teile des Körpers, d. h. es wird im allgemeinen das wieder gebildet, was verloren ging: am apikalen Ende ein neuer Scheitel, am basalen Ende eine neue Wurzel, am Vorderende ein neuer Kopf und am Hinterende ein Schwanz. Das pflegt die Regel zu sein, aber sie ist nicht ohne Ausnahmen.

In dem betreffenden Abschnitt (Kap. 17) lernten wir genug Beispiele sowohl für die Tiere wie für die Pflanzen kennen, bei denen am Vorderende anstatt des entfernten Kopfes ein Schwanz oder am Scheitelpol Wurzeln gebildet werden. Eine so weitgehende Totipotenz der Zellen anzunehmen, ergibt insofern einen gewissen Widersinn, als das auf solche Weise zustande kommende Gebilde meistens nicht funktionsfähig und das ganze infolgedessen nicht lebensfähig ist. Die Regeneration verlief völlig atypisch und die Neubildungen fügen sich nicht in die normale Organisation ein. Wie ist dies möglich und infolge welcher Körperbeschaffenheit können derartig abweichende Entwicklungsvorgänge überhaupt auftreten. Zunächst ist dabei an das Material zu denken, welches die neuen Teile aufbaut, sowie an seine Herkunft.

Wir wissen, daß auch die Zellen polar differenziert sein können und es lag nahe, auf ihre Polarität diejenige des vielzelligen Organismus zurückzuführen, indem sie eine entsprechende Anordnung erhalten. Man wird sich dabei freilich nicht verhehlen können, daß diese Annahme zu einer ziemlich künstlichen Konstruktion führt. Bei dem gewöhnlichen, mit der Embryonalentwicklung beginnenden Aufbau des Tier- oder Pflanzenkörpers läßt sich eine derartige, nach dem Gesetz der Polarität streng durchgeführte Anordnung des Zellenmaterials wohl vorstellen, obgleich die besonders mit der tierischen Embryonalentwicklung verbundenen Umordnungen und Umlagerungen zu mannigfachen Bedenken Anlaß geben. Noch viel mehr gilt dies für die Regeneration, zumal dann, wenn die Neubildungsvorgänge nicht von den alten Organteilen ausgehen, sondern ein indifferentes Zellenmaterial sich dazwischen schiebt, welches seinerseits den Ausgangspunkt für die sich weiterhin vollziehenden Entwicklungsprozesse darstellt.

Entstehen entgegengesetzt gerichtete Gebilde als Heteromorphosen, so bietet die dafür notwendige Umordnung des polarisierten Zellenmaterials noch größere Schwierigkeiten, auf die im einzelnen einzugehen hier nicht beabsichtigt wird. Jedenfalls besteht der Eindruck, daß mit der Zellenpolarität zur Erklärung der Heteromorphosen nicht viel anzufangen ist. Allerdings haben wir auch nicht viel besseres an die Stelle zu setzen. In dieser Beziehung spielten Saftströme, besonders Nährstoffströme und organbildende Stoffe, erstere vor allen Dingen bei den Pflanzen, letztere mehr bei den Tieren eine gewisse Rolle, ohne daß der ganze Vorgang dadurch in seinem rätselhaften Wesen eine nennenswerte Aufklärung

gefunden hätte. Am ehesten läßt sich ein formbildender Einfluß durch die Saftströme der Pflanze vorstellen und die Möglichkeit einer Beeinflussung einzelner Partien des Tierkörpers besteht immerhin. Die Lehre von den form- und organbildenden Stoffen hat sich in diejenige von den Hormonen und Inkreten fortgesetzt, die gewiß nach verschiedenen Richtungen wichtige Ergebnisse erzielte, wenn sie auch zur Beantwortung der hier behandelten Frage ebensowenig beizutragen vermag. Noch eher ist eine Aufklärung zu erwarten von dem verschiedenartigen Verhalten der einzelnen Körperregionen gegenüber der Regeneration und der graduellen Abstufung, die sie in dieser Beziehung erkennen lassen. Die nach dieser Richtung in Angriff genommenen Versuche (Kap. 21 und 23) dürften bei zielbewußter Weiterführung noch die meiste Aussicht auf Erfolg haben.

Beinahe noch größere Schwierigkeiten bietet die Erklärung jener als Homöosis bezeichneten Erscheinungen, die im Auftreten ganz andersartiger, besonders solcher Teile bestehen, die völlig anderen Körperregionen als die verlorenen angehören. Zwar läßt sich an eine Verschiebung der embryonalen Anlage aus irgend einem, freilich nicht recht ersichtlichen Grund denken oder an den Rückschlag auf einen früheren phylogenetischen Zustand, aber beide Erklärungen haben wenig befriedigendes an sich, so daß man auch in dieser Beziehung die Hoffnung weiterer Klärung nur auf die Fortführung der Untersuchungen setzen kann.

Bei einigen der zuletztgenannten Erscheinungen ist auch an Mißbildungen zu denken, obwohl damit für ihre Erklärung ebensowenig etwas gewonnen ist. Allerdings gibt es Mißbildungen, die auf experimentellem Wege durch bestimmt geregelte Eingriffe in ungefähr vorauszusagender Weise hervorgerufen werden können Beispiele dafür lernten wir in den durch Spaltung erzielten polydactylen Extremitäten der Amphibien (Fig. 244 und 245 S. 421ff.), den Doppel- und Dreifachschwänzen der Amphibien und Eidechsen (Fig. 258—260 S. 432ff.), den ebenfalls durch Spalten des Vorder- oder Hinterendes entstandenen Doppelköpfen und Doppelschwänzen der Planarien und Anneliden kennen (Fig. 264—278 S. 438ff.) Überdies kennt man ungezählte natürliche Vorkommnisse derartiger Doppel- und Mehrfachbildungen, die größtenteils bereits in der Embryonalzeit entstanden und vermutlich auf ähnliche Ursachen zurückzuführen sind (Fig. 275—280 S. 448ff.).

Bei den genannten und anderen atypischen Bildungen handelt es sich ebenfalls um Lieferung ganz anderer Teile als die an die

betreffende Stelle gehörigen, so daß die vorher gemachten Ausführungen auch auf sie zutreffen. Wenn die Regeneration in solchen Fällen in der Lage ist, überzählige Teile zu liefern, so kommen andererseits häufig Gebilde zustande, die in Form und Struktur mehr oder weniger weit hinter den normalen zurückbleiben, d. h. sogenannte mangelhafte oder Fehlbildungen, die als Subregenerate den Superregeneraten gegenüberstehen. Für sie ist die Erklärung eine näherliegende insofern ihre Ursache z. B. in Materialmangel oder ungenügender Ernährung gefunden wird. Andere Behinderungsgründe der normalen Ausbildung können hinzukommen, so eine fehlerhafte Lage des Regenerats zu den alten Körperpartien oder mangelnde Korrelation der Teile untereinander, die sowohl die neu entstehenden Gewebe wie die Organe betreffen kann. Nicht selten und zwar sowohl bei regenerationsfähigen Tieren, wie bei solchen mit unvollkommenem Regenerationsvermögen unterbleibt die Ausbildung des Regenerats oder es wird nur ein Ansatz dazu gemacht. Die neugebildeten Teile entsprechen dann in keiner Weise den alten verloren gegangenen. Anstatt des vollwertigen Regenerats tritt eine Narbenbildung ein. Normal funktionierende Organe und Gewebe werden durch andere ersetzt, bei denen dies nur in höchst unvollkommener Weise der Fall ist. Zu früh eintretende Narbenbildung verhindert überdies den erfolgreichen Fortgang der Regeneration. Bei den höheren Tieren pflegt das aus dem Wundgewebe hervorgehende, alsbald stark wuchernde Bindegewebe diese der echten Regeneration ungünstige Rolle zu übernehmen. Zwar wird der Wundverschluß dadurch befördert und die verletzte Stelle besser geschützt, aber der Ersatz der normalen Haut, Muskulatur, Gefäße usw. leidet darunter und gleichzeitig die Brauchbarkeit der betreffenden Körperteile. So kann die Neubildung zwar als ein für das Weiterleben des Organismus zunächst günstiger Vorgang angesehen werden, der aber auf die Dauer das verlorene nicht zu ersetzen vermag und als wahre Regeneration nicht zu bewerten ist; es sei denn, daß nachträglich eine Verdrängung des Narbengewebes durch funktionierendes Gewebe eintritt, welche Möglichkeit jedoch zumeist nicht gegeben ist.

Einen ungemein wichtigen Bestandteil der Regeneration, ohne den sie kaum denkbar ist, machen die Umgestaltungs- und sonstigen Regulationsvorgänge aus. Nur selten oder kaum wird sich ohne sie die Regeneration ausführen lassen. Damit sich das Regenerat den alten Teilen anfügen und mit ihnen ein einheitliches Ganze bilden

kann, müssen nicht nur die neugebildeten, sondern auch die alten Teile den Verhältnissen angepaßt werden, was nicht selten tiefer gehende Eingriffe nötig macht. Diese bestehen unter Umständen in Umgestaltungen größerer Körperpartien oder auch des ganzen, in die Regeneration eintretenden Teilstückes (Fig. 195—199 S. 345ff.). Nicht nur Umgestaltungen, sondern auch weitgehende Umarbeitungen der vorhandenen Gewebe und Organe finden statt. Dazu bedarf es der Zerstörung und Auflösung nicht verwendbaren Zellenmaterials, wenn nötig, in so weitem Umfang, daß von den alten Teilen nur wenig übrig bleibt.

Aus den zerstörten müssen die neuen Teile aufgebaut werden. Handelt es sich um solche Teilstücke, denen infolge Fehlens der Mundöffnung oder wesentlicher Teile des Darmkanals keinerlei Ernährungsmöglichkeit geboten ist, so muß notwendigerweise das Material zum Aufbau der zuweilen höchst umfangreichen Neubildungen durch Auflösen des vorhandenen Zellenmaterials gewonnen werden. Die dafür nötigen Regulationen und Restitutionen erfuhren in den betreffenden Abschnitten (Kap. 11—13) eine eingehende Behandlung.

Bei allen diesen Vorgängen ist es eine wichtige Frage, ob wie es den Anschein hat und auch vielfach angenommen wird, bereits längst differenziertes Zellenmaterial in einen indifferenten Zustand übergeführt, „entdifferenziert" werden kann oder ob zwischen den differenzierten Gewebszellen kleine, vielleicht höchst unscheinbare, für uns nicht wahrnehmbare Komplexe indifferenter Zellen von der Embryonalentwicklung her zurückbleiben. Der Beweis für das eine odere andere Verhalten ist kaum zu erbringen. Ob es nun entdifferenzierte oder indifferent gebliebene, also Reservate embryonaler Zellen sind, jedenfalls treten derartige Zellenkomplexe in eine lebhafte Vermehrung ein und liefern das zunächst indifferent erscheinende, gleichartige Zellenmaterial, von welchem die Neubildungen ausgehen. Mit oder ohne Ausbildung eines Regenerationskegels, je nach Gestalt und Struktur der zu liefernden Neubildung vermehrt sich das Regenerationsgewebe weiter und tritt allmählich in die für die Ausbildung der betreffenden Teile nötigen Differenzierungen ein. Das sind Wachstums- und Entwicklungsvorgänge ähnlich den bei der Embryonalentwicklung wirksamen. Obwohl sie sehr wesentlich für die Regeneration sind, kommen neben ihnen auch die anderen, vorher gekennzeichneten Vorgänge stark in Betracht. Die Regeneration besteht nicht nur aus Neubildung von Material, sondern auch aus Umgestaltung und Umarbeitung der vor-

handenen Teile; Regulationen und Restitutionen spielen bei ihr eine wichtige Rolle und viele, wenn nicht die meisten Regenerationsvorgänge sind ohne sie nicht durchzuführen.

Wenn vorher von der Regeneration gesagt wurde, sie sei in der Hauptsache Entwicklung, so gilt dies besonders für ihren wesentlichen Teil, die Neubildungsvorgänge. Deren enge Verbindung mit anderen Erscheinungen wie den Regulationen und Restitutionen verleiht ihr einen etwas anderen Charakter. Von der Embryonalentwicklung ist die Regeneration auch dadurch unterschieden, daß jene von der (befruchteten oder unbefruchteten) Eizelle, also von einem gänzlich indifferenten Zustand, diese jedoch von längst differenzierten Teilen des ausgebildeten Organismus ausgeht. Allerdings kann dieser Unterschied insofern etwas ausgeglichen werden, als indifferente, möglicherweise sogar embryonale Zellen und Zellengruppen den Ausgangspunkt für die Regeneration bilden können. Das führt uns abermals zu der ersten Entstehung des Regenerats und zu der schon mehrfach aufgeworfenen Frage nach der Möglichkeit des Auftretens andersartiger Teile zurück.

In Verfolgung von Gedankengängen, die der Weismannschen Lehre von der bestimmenden Bedeutung des Keim- oder Idioplasmas auch für die Regenerationsvorgänge entsprechen, wurde neuerdings wieder derartigen Anschauungen Ausdruck gegeben. Die von der Embryonalentwicklung her übrig gebliebenen Reservate indifferenter Zellen, die möglicherweise zur Bildung des Regenerationsmaterials Anlaß geben könnten, sind schließlich nichts anderes als Weismanns (in den Kernen) Determinanten-führende Zellen, durch welche nicht nur die Organanlagen, also die allgemeinen Ausgestaltungen des Körpers, sondern auch die der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dienenden Gebilde (Knospen) ebenso wie die Regenerate bestimmt werden.

Andererseits läßt sich natürlich die Annahme machen, daß alle Zellen das gleiche Idioplasma enthalten. „Wird die für gewöhnlich latente Anlage durch die für die Regeneration notwendigen Bedingungen geweckt", sagt Dürken (1919), „so entsteht ein Regenerat ganz unabhängig davon, daß schon an anderer Stelle des verletzten Bezirks ein solches gebildet wird". Auf diese Weise würde sich nicht nur das Eintreten der Regeneration selbst, sondern auch die von einer Wundstelle ausgehende Mehrfachbildung erklären und weiter auch das Auftreten andersartiger Bildungen als Heteromor-

phosen. „Nur wenn alle Organellen das volle Idioplasma enthalten, kann an anormalen Stellen durch heteromorphe Regeneration ein beliebiges Organ gebildet werden, nur dann sind die Regulationen verständlich, welche durch Einschmelzung und Umdifferenzierung der Zellen die Neubildung einleiten, nur dann kann aus einem Regenerationsblastem ein Organ hervorgehen, von dem gar kein Rest im Regenerationskegel enthalten ist. Nur der Vollbesitz des ganzen Idioplasmas für alle Zellen erklärt hinreichend auch die fast in beliebiger Anzahl hervorzurufenden Mehrfachbildungen bei der Regeneration, sowie die hier besonders zu betonende Tatsache der regenerierenden Regenerate" (Dürken 1919). Wie man sieht, wird dabei alles Gewicht auf die den Zellen innewohnende Fähigkeit zur Lieferung aller in Frage kommenden Neubildungen gelegt. Von den gegen die Annahme einer derartigen Totipotenz bestehenden Bedenken, war schon vorher die Rede, ebenso davon, daß die Neubildungen unter dem Einfluß der benachbarten Teile, wie auch des Gesamtorganismus stehen. Andere das Zustandekommen und die Ausgestaltung der Regenerate beeinflussende Faktoren kommen hinzu.

Die letzteren Betrachtungen sprechen gleichzeitig gegen die mehrfach betonte Auffassung der Regeneration als „Selbstdifferenzierung". Die Bildung von Körperteilen, die sozusagen für sich und anscheinend ziemlich unabhängig von ihrer Umgebung bestehen, sich auch infolgedessen dem Gesamtorganismus nicht recht einfügen, wie wir sie von der Homöosis und Heteromorphosis kennen, ließ sich als eine solche Selbstdifferenzierung auffassen. Das sind auffallende Erscheinungen, die durch andere verstärkt werden, welche wir als recht unabhängige, mit der Embryonalentwicklung nicht übereinstimmende Entstehung mancher und zwar ganz verschiedenartiger Organe kennen lernten (Kap. 10 S. 294ff.). Es sind dies Organe oder Organteile, die eine völlig abweichende Entstehung zeigen und insofern eine ziemliche Unabhängigkeit erkennen lassen. Abgesehen davon, daß es sich dabei im ganzen mehr um Ausnahmen handelt, kann auch bei ihnen von einer vollständigen Unabhängigkeit nicht die Rede sein und jedenfalls fügen sich die auf so ungewöhnliche Weise entstandenen Gebilde alsbald in die Kontinuität des Gesamtorganismus bis zu einem gewissen Grad ein, so daß die Korrelation zwischen den Teilen in kürzester Zeit wieder hergestellt ist.

Ganz im allgemeinen gesprochen erscheint die Regeneration nicht als Selbstdifferenzierung, sondern weit mehr als eine solche,

die von recht verschiedenen, sowohl inneren wie äußeren Faktoren abhängig ist. Im Gegensatz zur Embryonalentwicklung, die von den im Ei selbst liegenden Wirkungen eingeleitet wird, pflegt der Anstoß zur Regeneration von außen her, nämlich durch eine Verletzung zu erfolgen. Wie diese vor sich ging und welcher Art die durch sie hervorgerufene Wunde ist, erweist sich nicht nur für den Beginn, sondern unter Umständen auch für den weiteren Verlauf der Regeneration als bedeutungsvoll. Übt die durch die Verwundung entstandene Zustandsveränderung, der Substanzverlust und die dadurch bewirkte Änderung der Spannungsverhältnisse einen Reiz auf die Umgebung aus, so gilt dies auch noch weiterhin für die unter andere Bedingungen geratenen Gewebe. Die Ausbildung des Regenerats wird dadurch beeinflußt, sowohl was die Struktur, wie die ganze Ausgestaltung und die Stellung zum übrigen Körper betrifft. Gerade die letztere wird in sehr augenfälliger Weise durch die Richtung der Wundfläche bestimmt, was sich besonders bei schräg liegenden Wunden zeigt, welche die Ausbildung abweichend gerichteter Regenerate zur Folge haben. Wieder unter dem Einfluß der umgebenden Teile aber auch des Gesamtorganismus im Zusammenhang mit der Funktion erfolgt nach Möglichkeit die Richtigstellung des Regenerats und die Verbesserung seiner Teile, soweit diese nicht in Ordnung waren (Kap. 11—13 und 24).

Beim Einfügen des Regenerats in die morphologische und physiologische Gesamtheit des Körpers frägt es sich, welche Einflüsse dabei die maßgebenden sind, abgesehen von etwaigen äußeren Faktoren, wie sie besonders für die Funktion in Betracht kommen, so die Beeinflussung durch die benachbarten Teile oder durch den Gesamtorganismus. Auch die letztere Beeinflussung läßt sich direkt oder unter Vermittlung des Nervensystems vorstellen.

Besteht eine Kontinuität zwischen den neugebildeten und den alten Teilen derart, daß sich diese in jene fortsetzen, indem vielleicht geradezu ein Auswachsen der alten in die neuen Teile stattgefunden hat, so liegt die Annahme der direkten Beeinflussung recht nahe. Erschwert wird sie dadurch, daß das schon mehrfach erwähnte indifferente Gewebe sich dazwischen zu schieben pflegt, aber manche Beobachtungen sprechen dafür, daß selbst dann eine Beeinflussung durch die alten Teile etwa in der Weise stattfindet, daß sie eine richtende und ordnende Wirkung auf die Elemente des Bildungsgewebes und insofern auch auf die daraus hervorgehenden Bestandteile (Gewebe und Organe) des Regenerats ausüben.

Der wichtigen Frage nach der Determination des Regenerats ist auf Grund seiner schon früher besprochenen Untersuchungen an Amphibienextremitäten in letzter Zeit besonders P. Weiss (1925 bis 1926) nachgegangen. Aus den Ergebnissen seiner Versuche (vgl. oben S. 612 und 644) glaubte er den Schluß ziehen zu müssen, daß der auf die Neubildungen ausgeübte Einfluß nicht vom ganzen Organismus, sondern von der nächsten Umgebung der Neubildungszone ausgeht. Nach dem Ausfall der Versuche kann aber die Einflußnahme nicht darin bestehen, daß eine „Teil für Teil-Determination" der neuen durch die alten Teile stattfindet, d. h. daß die einzelnen Bestandteile des Stumpfes entsprechende Teile des Regenerats determinieren, sondern der Stumpf schreibt dem Regenerationsmaterial als ganzem seine Entwicklung vor. Das Blastem wird zum „Wirkungskreis" gestempelt; es folgt der erteilten Instruktion unbekümmert um die Ausdehnung der Wundfläche und um das Vorhandensein alter Teile wie auch darum, ob und welchen Anschluß die neuen an die alten Teile finden.

Diese Anschauungsweise, die auf das behandelte Objekt zugeschnitten ist und gegen die sich zweifellos mancherlei einwenden läßt, entbehrt nicht der Originalität und wurde deshalb hier vorgetragen, weil sie einen neuen Begriff einführt, der manches für sich hat und allgemeine Verwendung finden kann. Das ist der Begriff des Determinationsfeldes, wie er als „embryonal-dynamisches Feld" von Gurwitsch (1922) aus der Physik übernommen wurde. Als „Feld" wird ein Raumbezirk angesehen, in welchem „durch die Angabe der Koordinaten jedes beliebigen Punktes auch die Gesamtheit der Einwirkungen auf ein im betreffenden Punkt befindliches Objekt in eindeutiger Weise festgestellt wird". Im physikalischen Feld wird die räumliche Wirkung auf die in seinen Bereich tretenden Erscheinungen direkt übertragen; das bewirkte Geschehen ist passiv dem Feldeinfluß untergeordnet, es wird eingefügt, sagt Weiss (1925) dazu. Das Vorhandensein einer räumlich geordneten Wirkungsweise deckt sich nach ihm mit dem Begriff des „Feldes". „Die Herstellung der nach den Achsenrichtungen des Raumes typisch verschiedenen Anlagestruktur erfolgt nicht durch einen Reiz des Feldes, den das Material beantwortet, sondern durch passives Eingefügtwerden des Materials in das Feld". Das „Feld", heißt es weiter, „ist der Inbegriff von inneren Bindungen, welche ein organisiertes Material vom unorganisierten unterscheiden und unorganisiertes Material kann Organisation immer nur von bereits organisiertem beziehen" (P. Weiss 1926). Es wird nun versucht, im Hinblick auf das besondere Objekt, den Begriff des biologischen Determinationsfeldes auf die Regenerationsvorgänge anzuwenden und die „Feldwirkung" nach Möglichkeit festzulegen. Einige „Feldgesetze" werden dabei abgeleitet und soweit es sich dabei nicht nur um eine andere Ausdrucksweise und neue Formulierung bekannter, schon vorher verwendeter Begriffe handelt, mag sich die neue Betrachtungsweise für die Fortführung von Regenerationsversuchen und die Beurteilung ihrer Ergebnisse als nutzbringend erweisen.

Findet eine Beeinflussung der Einleitung des Regenerationsprozesses und seiner Weiterführung durch den Organismus oder einzelne seiner Teile statt, so liegt es nahe, an dasjenige Organsystem zu denken, welches als das morphologisch-physiologisch leitende auch sonst an der Spitze steht, nämlich an das Nervensystem. Die Frage, ob und inwieweit ein solcher Einfluß auf die regenerativen Vorgänge besteht, ist schwer umstritten und da sie sich kaum in Kürze erledigen läßt, sei auf die eingehendere Behandlung in einem früheren Abschnitt (Kap. 22 S. 618) verwiesen.

Die Einwirkung des Organismus auf die Neubildungsvorgänge läßt sich allerdings auch noch auf andere Weise vorstellen, nämlich durch die Vermittlung der Hormone und Inkrete. Beziehungen zum Nervensystem sind freilich auch dann vorhanden, sei es, daß die innersekretorischen Organe unter dem Nerveneinfluß stehen oder das Nervensystem selbst von den Inkreten beeinflußt und dadurch vielleicht auch in seiner Wirkung auf die Regenerationsprozesse bestimmt wird. Ähnlichen Vorgängen ist man überhaupt geneigt, für die Auslösung der Zellvermehrung und damit schließlich auch für die Einleitung der Regeneration eine wichtige, möglicherweise ausschlaggebende Bedeutung zuzuschreiben. Die Möglichkeit besteht jedenfalls, daß die Wundhormone oder Stoffe ähnlicher Art, sei es, daß sie infolge der Verletzung entstanden oder anderen Ursprungs sind, die Einleitung und vielleicht auch den Fortgang der Regenerationsprozesse beeinflussen. Jedenfalls sehen wir diese wie andere Lebensvorgänge im Organismus unter dem Einfluß der innersekretorischen Organe stehen und bei deren Ausfall in ihrem Ablauf gehemmt werden. Allerdings dürfen wir uns nicht verhehlen, daß unsere bisherige Kenntnis der Beziehungen der Regeneration zu diesen Erscheinungen noch recht bescheidener Natur sind. Die Bedeutung, welche die Lehre von den Wundhormonen als Zellteilungserreger bei den Pflanzen gewonnen hat, läßt ähnliches für die Tiere erwarten. Das hauptsächlichste, was wir davon kennen, wurde in dem betreffenden Abschnitt bei Behandlung der inneren Faktoren der Regeneration besprochen (Kap. 24 S. 675ff.).

Von inneren Faktoren erkannten wir außer den schon erwähnten den Ernährungs-, Alters- und Fortpflanzungszustand als mehr oder weniger bedeutungsvoll für den Eintritt und Ablauf der Regeneration. Wenn auch im allgemeinen ein guter Ernährungs- und Kräftezustand schon wegen des für die Regeneration nötigen Materials dieser zugute kommt, ist er durchaus nicht unbedingt nötig.

Auch schlecht genährte Tiere können noch regenerieren, was allerdings in der Hauptsache diejenigen Tiere betreffen dürfte, die an und für sich sehr regenerationsfähig sind. Bei solchen vermögen mundlose, durch lange Zeit jeder Ernährungsmöglichkeit gänzlich bare Teilstücke, z. B. von Hydren, Planarien und Anneliden dennoch höchst umfangreiche Regenerate zu bilden, die den eigenen Umfang der Teilstücke erreichen oder gar überteffen können. Dann ist es nicht anders möglich, als daß Stoffe im Körper mobil gemacht, d. h. Einschmelzungen längst differenzierter Gewebe vorgenommen werden, um Material für den Aufbau der neuzubildenden Teile zu gewinnen. Damit gelangen wir zu der schon behandelten Frage der Entdifferenzierung von Zellenmaterial und der Verwendung indifferenter Elemente für die Neubildungen zurück.

Als allgemein bekannt ist die Tatsache anzusehen, daß jüngere Individuen bildungsfähiger zu sein pflegen als alte und infolgedessen auch besser regenerieren. Wollen wir sie bis zur Embryonalentwicklung zurück verfolgen, so würde sie ihre Bestätigung in dem Verhalten jener Embryonen sowohl niederer wie höherer Tiere finden, die sich in einzelne Blastomeren zerlegen lassen oder an denen erhebliche Teile, etwa bis zur Hälfte des ganzen zerstört werden, ohne daß sie zugrunde gehen. Vielmehr sind die zurückbleibenden Teile befähigt, die verlorenen zu ergänzen. Natürlich ist das nicht immer und nicht bei allen möglich, sondern strukturelle und andere Bedingungen pflegen die weitgehende Bildungsfähigkeit einzuschränken, wie sich andererseits auch den alternden Individuen nicht jedes Regenerationsvermögen absprechen läßt. Gelegentlich sind solche zu beobachten, die erhaltene Verletzungen noch in recht ansehnlicher Weise zu reparieren vermögen.

Was die Beziehungen der Regeneration zum Fortpflanzungszustand anbetrifft, so soll davon abgesehen werden, daß sie bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung eine wichtige Rolle spielt und völlig unentbehrlich ist, wovon in einem besonderen Abschnitt die Rede war, ebenso wie über die sonstigen Beziehungen der Regeneration zur Fortpflanzung bereits gesprochen wurde (Kap. 6 und 24). Zwar liegt es nahe, daß beim Eintreten der geschlechtlichen Fortpflanzung die Monogonie samt den damit zusammenhängenden Regenerationserscheinungen zurücktritt, doch ist das nicht unbedingt notwendig, denn während das erstere Verhalten bei manchen Tieren (Turbellarien, Anneliden) gefunden wird, können sich andere (Hydroiden, Bryozoen, Tunicaten) gleichzeitig auf geschlechtlichem und

ungeschlechtlichem Wege vermehren. Die Wiederherstellung gewisser als sekundäre Geschlechtsmerkmale bekannten Einrichtungen, wie des Clitellums der Regenwürmer oder des Geweihs der Hirsche, kann beim Verlust der Keimdrüsen in unvollkommener Weise erfolgen oder auch ganz unterbleiben. Unter Umständen findet also eine recht bedeutende Beeinflussung der Regeneration durch den Fortpflanzungszustand statt und zwar geschieht sie offenbar auf dem Wege der inneren Sekretion.

Wie sich der ganze Organismus gegenüber der Regeneration in verschiedenem Zustand befinden und verschieden verhalten kann, so auch seine einzelnen Körperpartien. Während bei Tieren, die mit einem besonders starken Regenerationsvermögen begabt sind, dieses in den einzelnen Körperregionen keine erheblichen Unterschiede bemerken läßt, kann es sich bei anderen am Vorder- und Hinterende, wie auch in der Körpermitte recht verschieden verhalten. Man hat in dieser Beziehung wie hinsichtlich der Polarität (vgl. S. 528, 569 und 631 ff.) von einer „Schichtung" gesprochen, derart, daß sich gewissermaßen Schichten verschiedener Intensität hinsichtlich des Regenerationsvermögens am Körper der betreffenden Tiere unterscheiden ließen.

Bei manchen Tieren ist eine Zu- oder Abnahme der Regenerationsfähigkeit in bestimmten Richtungen wahrzunehmen, die eine gewisse Regelmäßigkeit erkennen läßt. So ist sie etwa in der Körpermitte wenig entwickelt, dagegen am vorderen und hinteren Körperende stärker ausgeprägt oder sie nimmt von vorn nach hinten zu. Darin kann eine gewisse Stetigkeit bestehen, doch erfolgt wohl auch die Zunahme nur bis zu einem bestimmten Punkt, worauf eine Verringerung oder auch ein gänzlicher Stillstand eintritt, an welchen annäherenden Nullpunkt sich jedoch ein abermaliges Auftreten der Regenerationskraft und ihre Steigerung nach dem entgegengesetzten Körperende anschließen kann. Beispiele für dieses verschiedenartige Verhalten sind der vorhergehenden Darstellung (Kap. 5 und 21) zu entnehmen.

Ein derartiges Verhalten muß notwendigerweise mit den Strukturverhältnissen der betreffenden Körperpartien, also mit ihrer ganzen Organisation im Zusammenhang stehen, die ihrerseits wieder von dem Verlauf der Entwicklung abhängt. Dementsprechend wurde ein ontogenetisch wie strukturell vorhandenes „Differenzierungsgefälle" angenommen (v. Ubisch), das beispielsweise (etwa bei den

Anneliden oder Amphibienlarven) von vorn nach hinten abnimmt und dementsprechend ein Ansteigen der Regenerationsfähigkeit in derselben Richtung (von vorn nach hinten) bedingt.

Entsprechend diesem Verhalten erweist sich auch die Regenerationsenergie in den betreffenden Körperregionen verschieden, ebenso wie die Fähigkeit zur Wiederholung der Regeneration. Alle diese Erscheinungen lassen eine verschiedene Stärke der stoffbildenden Kräfte in den einzelnen Körperregionen erkennen, wie dies durch direkte Prüfung auf experimentellem Wege bei Anwendung bestimmter Reizmittel festzustellen war. Dafür zeigten sich gewisse Reagentien wie auch elektrische Ströme als geeignet. So konnten die durch die Stoffwechselvorgänge mitbestimmten und sich in die Körperachsen einfügenden „metabolic" oder „axial gradients" für eine Reihe von Tierformen festgestellt werden (Kap. 23 S. 630ff.). In dieser Beziehung erwies sich nicht nur das Reaktionsvermögen der betreffenden Tiere, d. h. das Verhalten ihrer Organe oder ganzer Körperteile gegenüber jener Behandlung von Bedeutung, sondern auch die dafür ausgenützten Reparations- und Regulationserscheinungen. Diese konnten insofern als Gradmesser für die stoffbildende Kraft benützt werden, als sich der Ablauf der Regenerationsvorgänge unter dem Einfluß lähmender Mittel in den einzelnen Körperregionen verschieden vollzog, in der Kopfgegend (der Planarien z. B.) anders als in der Körpermitte oder am Hinterende. Die wohl in der Hauptsache auf strukturellen Eigentümlichkeiten beruhenden stärkeren oder schwächeren Reaktionen der einzelnen Körperregionen schließen sich hinsichtlich des Metabolismus jenem Differenzierungsgefälle an, das für die ontogenetischen und regenerativen Vorgänge festzustellen war. Die bisher noch ziem'ich mangelhafte Übereinstimmung zwischen den einstweilen recht getrennt arbeitenden und daher wenig harmonischen Gebieten herzustellen, wird die Aufgabe der fortzusetzenden Untersuchungen sein.

Bei der Regeneration sahen wir das Wachstum eine wichtige Rolle spielen. Die für die Regeneration unerläßlichen Neubildungs- und Umbildungsvorgänge sind mit Wachstum verbunden. Besonders deutlich tritt dies bei solchen Reparationsprozessen hervor, bei denen es sich um den Ersatz umfangreicher Außenteile des Körpers handelt. Erscheint das Regenerat zunächst als flache Vorwölbung, so erhebt es sich bald zum Regenerationskegel und mit beginnender Differenzierung der inneren Teile pflegt ein starkes Wachstum einzusetzen.

In einer derartigen Entwicklung begriffene Teile sind notwendigerweise auch den Einwirkungen der Umwelt ausgesetzt. Wenigstens bis zu einem gewissen Grade ist die Regeneration wie von inneren so auch von äußeren Faktoren abhängig.

Befindet sich das regenerierende Tier in Bewegung, so muß das außen am Körper stehende Regenerat sicher davon beeinflußt werden und zwar sowohl in der Gestalt und Stellung, wie auch in der strukturellen Beschaffenheit. Davon, daß die Funktionen einen derartigen, unter Umständen recht weitgehenden Einfluß auf den Verlauf der Regeneration ausübt, war schon vorher die Rede. Dabei treffen äußere und innere, die Regeneration beeinflussende Faktoren zusammen. Das gilt auch für den Ernährungszustand, der ebenfalls vorher unter den inneren Faktoren besprochen wurde, der jedoch ebenso und zwar in recht weitgehender Weise von äußeren Bedingungen abhängen kann.

Äußere Faktoren wie die Beschaffenheit der Umgebung, die Beziehungen zur Schwerkraft, Temperatur und Belichtung können desgleichen für den Ablauf der Regeneration recht bedeutungsvoll werden. Tiere, die im Wasser leben, sind von dessen Zusammensetzung, dem Gehalt an Salzen und Gasen, besonders an Sauerstoff wie in ihren übrigen Lebensfunktionen, so auch hinsichtlich des Regenerationsvollzugs sehr abhängig. In höherem Maße ist dies dann der Fall, wenn sie sich dem Einfluß des umgebenden Mediums nicht zu entziehen vermögen, wie es vor allem für die festsitzenden Tiere gilt. Gerade bei ihnen stehen die am Körper nötig werdenden Neubildungen stark unter dem Einfluß der Beschaffenheit des umgebenden Mediums und können durch sie je nachdem befördert oder gehindert werden. In sehr eindringlicher Weise erwiesen wurde die Abhängigkeit der Regenerationsvorgänge der im Wasser lebenden Tiere durch die Abänderung seiner Zusammensetzung nach Beifügen bestimmter Mengen von Salzen, narkotischen Mitteln usw. Auch dadurch ließ sich eine Verbesserung oder Verschlechterung, Beschleunigung oder Verzögerung der Regeneration erzielen.

Wasserlebende und festsitzende Tiere sind es auch, an denen die Einwirkung anderer äußerer Faktoren auf das Hervorbringen von Neubildungen geprüft werden konnte, so die Kontakt- und Schwerkraftwirkung. Infolge des Berührungsreizes entstehen bei Hydroidpolypen Neubildungen an Stellen des Stockes, wo sie gar nicht hingehören und das gleiche gilt für die Wirkung der Schwerkraft. Außerdem kann diese Änderungen in der Wachstumsrichtung

der Körperteile bewirken, wie sie in ähnlicher Weise von den Pflanzen bekannt sind.

Wie die Lebens- und Entwicklungsvorgänge im allgemeinen, so stehen auch die Regenerationsprozesse unter dem Einfluß der Temperatur. Ist diese niedrig, so werden sie verzögert, um beim Steigen der Temperatur wieder zuzunehmen, doch darf dieses nicht zu weit gehen, wenn die Regeneration nicht ebenso wie bei zu starker Kälte unterbrochen werden soll. Vielmehr pflegt ein gewisses Optimum zu bestehen, das je nach den sonstigen Lebensverhältnissen der Tiere auch für die Regeneration von verschiedener Höhe ist.

Die Bedeutung des Lichtes für die Regenerationserscheinungen ist weniger leicht zu erkennen, ganz ähnlich wie es für die Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge der Tiere gilt; bei den Pflanzen freilich, bei denen das Licht eine so wichtige Rolle spielt, liegen die Verhältnisse in dieser Beziehung ganz anders. Wie ihre Stoffwechselvorgänge und sonstigen Lebensäußerungen durch andauernden Lichtmangel stark gehemmt werden, so auch die Neubildungen. Die Tiere können ein Leben bei Lichtmangel und sogar bei Lichtabschluß viel besser vertragen, wenn er auch bei ihnen schließlich schädigend wirkt. Tiere, die für gewöhnlich unter Belichtung leben, leiden bei länger andauerndem Lichtmangel. Das hindert jedoch nicht, daß gewisse Tiere sich an das Leben im Dunkeln oder in völliger Finsternis gewöhnt haben, wie wir es von den in der Erde, in Höhlen oder in den Tiefen des Meeres lebenden Tieren kennen. Wenn diese Tiere auch mancherlei Rückbildungen, besonders ihrer nicht mehr verwendbaren Lichtsinnesorgane erfahren, so gehen sie andererseits zur Neubildung von Organen über, die sie für ihre besondere Lebensweise brauchen. So ist es verständlich, daß Tiere auch unter Lichtabschluß regenerieren. Bei einigen Tieren, die sonst im Licht leben, konnte dies durch Versuche festgestellt werden; der Lichtmangel schien kaum einen nennenswerten Einfluß auf den Verlauf der Regeneration auszuüben, ähnlich wie sich dies hinsichtlich der übrigen Lebensvorgänge verhält. Im ganzen ist das Licht, wenigstens nach unseren bisherigen Erfahrungen, von keiner großen Bedeutung für die Neubildungsvorgänge am Tierkörper; einiges nähere darüber wurde in dem betreffenden Abschnitt mitgeteilt (Kap. 25 S. 701ff.)

Die letzteren Betrachtungen lassen erkennen, daß die Regeneration teilweise mehr, teilweise weniger wie von inneren so auch

von äußeren Faktoren abhängt. Innere und äußere Ursachen beeinflussen ihr erstes Auftreten wie ihren Fortgang. Erscheint die erste Anlage eines Regenerats unter Umständen gänzlich indifferent, aus völlig gleichartigen Zellen bestehend, so können diese bereits in ihrer Entstehung von anderen abhängig gewesen sein oder sie werden es noch bei ihrer weiteren Entwicklung.

Die Möglichkeit zur Selbstdifferenzierung der Anlage eines Regenerats ist nur gering. Zwar scheint der betreffende Teil des Organismus in einen Zustand zurückzukehren, der dem embryonalen gleicht und die verschiedenartigsten Entwicklungsmöglichkeiten in sich birgt, aber die Zugehörigkeit zu einem ausdifferenzierten Organismus bedingt stets eine gewisse Abhängigkeit von diesem und besonders von den benachbarten Teilen. Die Beeinflussung durch andere innere und äußere Faktoren kommt hinzu. Der darin liegende recht beträchtliche Unterschied der regenerativen von der embryonalen Entwicklung wurde schon vorher betont.

Mit der Ursprünglichkeit der Regenerationserscheinungen hat dies nichts zu tun; sie wird dadurch gar nicht berührt. Die Fähigkeit zum Ersatz verlorener Teile ist bereits den Einzelligen eigentümlich und blieb dem entstehenden Metazoen-Organismus erhalten, wie weiter oben ausgeführt wurde. Die Beziehungen zwischen Entwicklungs-, Wachstums- und Regenerationsvorgängen waren und blieben sehr eng, wodurch auch die eingangs aufgeworfene Frage nach der Möglichkeit der Entstehung neuer von andersartigen Teilen bis zu einem gewissen Grad ihre Beantwortung findet.

Schriftenverzeichnis

Abel, M., Regenerationsvorgänge an limikolen Oligochaeten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 73. Bd. 1902.

Alberti, W., Linsenregeneration bei Anuren. Arch. f. Entw.-Mech. 50. Bd. 1922.

Derselbe, Linsenregeneration bei Teleostiern. Ebenda. 98. Bd. 1923.

Albrecht, E., Vorfragen der Biologie. Wiesbaden 1899.

Allemand, A., Etude de Physiologie appliquée à la Spongiculture sur les côtes de Tunesie. Thèse Fac. Sc. Lyon 1906.

Alverdes, F., Variabilität der Monstrositäten (Schwein). Anat. Anz. 57. Bd. 1924.

Amati, G., Sulla rigenerazione delle fibre muscolari striate. Arch. Sc. Med. 45. Bd. 1923.

Anders, H. E., Die entwicklungsmechanische Bedeutung der Doppelbildungen etc. Arch. f. Entw.-Mech. 47. Bd. 1921.

Andres, A., Scissiparita delle attinie. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. 3. Bd. 1882.

Andrews, E. A., Autotomy in the Crab. Americ. Naturalist. 24. Bd. 1890.

Apathy, S., Die leitenden Elemente des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. 12. Bd. 1897.

Appel, O., Zur Kenntnis des Wundverschlusses bei der Kartoffel. Ber. D. Bot. Ges. 24. Bd. 1906.

Aqua, C., Sulla formazione della parete e sull' accrescimento in masse di plasma prive di nucleo. Ann. d. Bot. 8. Bd. 1910.

Aragao, H., Untersuchung über *Polytomella agilis*. Mem. Inst. Osw. Cruz. 2. Bd. 1910.

Arataki, M., Experimental researches on the compensatory enlargement of the surviving kidney after unilateral nephrotomy (albino rat). Amer. Journ. Anat. 36. Bd. 1926.

Aschoff, L., Regeneration und Hypertrophie. Erg. Allg. Path. Morph. u. Physiol. 1895 u. 1900.

Bail, Th., Über Pflanzenmißbildungen und ihre Ursachen. 30. Ber. Westpr. Bot. Ver. Danzig 1908.

Balbiani, E., Rech. exp. sur la mérotomie chez les Infusoires. Rec. Zool. Suisse. 5. Bd. 1888 und Ann. de Micrograph. 4. Bd. Paris 1892

Bardeen, C. R., Physiology of the Planaria. Americ. Journ. Physiol. 5. Bd. 1901.

Derselbe, Embryonic and regenerative development in *Planaria*. Biol. Bull. 3. Bd. 1902.

Derselbe, Factors in Heteromorphosis in Planarians. Arch. f. Entw.-Mech. 16. Bd. 1903.

Bardeen, C. R. und F. H. Baetjer, Inhibitive action of the Roentgen rays regeneration in Planarians. Journ. Exp. Zool. 1. Bd. 1904.

Barfurth, D., Regeneration und Involution. Ständige Berichte in Ergebn. Anat. u. Entw.-Gesch. 1.—22. Bd. 1891—1916.

Derselbe, Versuche zur funktionellen Anpassung. Arch. f. mikr. Anat. 37. Bd. 1891.

Derselbe, Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. 37. Bd. 1891.

Derselbe, Entwicklung und Regeneration der Chorda bei Amphibien. Anatom. Anz. 6. Bd. 1891.

Derselbe, Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anat. Hefte. 1. Bd. 1893.

Derselbe, Exper. Regeneration überschüssiger Gliedmaßenteile (Polydactylie) bei den Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1894.

Derselbe, Exper. Herstellung der Cauda bifida bei Amphibienlarven. Ebenda. 9. Bd. 1899.

Derselbe, Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? Verhandl. D. Anat. Ges. (Anatom. Anz.), [Erg.-Bd.]. 19. Bd. 1901.

Derselbe, Regeneration bei Wirbeltierembryonen. Handb. Vergl. Entw.-Gesch. 3. Bd. 1906.

Derselbe, Exper. Unters. über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. Arch. f. Entw.-Mech. 26. Bd. 1908.

Derselbe, Regeneration und Transplantation in der Medizin. Jena 1910.

Derselbe, Regeneration und Verwandtes. Fortschr. Naturwiss. Forschung. 6. Bd. 1912.

Derselbe, Methoden zur Erforschung der Regeneration bei Tieren. Handb. Biol. Arbeitsmethoden, Abt. V, T. 3, 1921.

Bartsch, O., Histogenese der Planarienregenerate. Zool. Anz. 56. Bd.; Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Mech. 99. Bd. 1923.

Bateson, W., Materials for the study of variation. London 1894.

Baudouin, M., Autotomie et repousse des pinces chez Gelasimus. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 1903 und Ann. Sc. nat. Zool. (9) 3. Bd. 1906.

Bauer, A., Régénération des membres amputés chez le têtard de grénouille. Journ. Anat. Phys. 41. Bd. 1905.

Bauer, E., Förderung der Zellteilung mittels der Verminderung der Oberflächenspannung des umgebenden Mediums. Arch. f. Entw.-Mech. 101. Bd. 1924.

Baumann, H., Zum feineren Bau der Tardigraden. Zool. Anz. 52. Bd. 1921.

Derselbe, Zur Kenntnis der Anatomie der Tardigraden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 118. Bd. 1921.

Derselbe, Die Anabiose der Tardigraden. Zool. Jahrb. (Syst.). 45. Bd. 1922.

Bayon, G. P., Erneute Versuche über den Einfluß des Schilddrüsenverlustes auf die Heilung von Knochenbrüchen. Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg. 35. Bd. 1903.

Beigel, C., Regeneration der Haut bei Knochenfischen. — Regeneration des Kiemendeckels und der Flossen. — Regeneration der Barteln bei Siluroiden. Arch. f. Entw.-Mech. 34. Bd. 1912.

Bellamy, A. W., Differential susceptibility as a basis for modification and contral of early development in the frog. Biol. Bull. 37. Bd. 1919.

Bergmann, E., Zur Frage der endostalen Callusbildung. Arch. f. klin. Chir. 129. Bd. 1924.

Berninger, J., Einwirkung des Hungers auf Hydra. Zool. Anz. 36. Bd. 1910.

Derselbe, Einwirkung des Hungers auf Planarien. Zool. Jahrb. (Phys. Abt.) 30. Bd. 1911.

Berthold, G., Unters. zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. II. Leipzig 1904.

Bethe, A., Ein *Carcinus maenas* mit einem rechten Schreitbein an der linken Seite des Abdomens. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.

Derselbe, Allg. Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

Derselbe, Neue Versuche über die Regeneration der Nervenfasern. Arch. ges. Physiol. 116. Bd. 1907.

Beutler, R., Beobachtungen an gefütterten Hydroidpolypen. Zeitschr. f. vergleichende Physiologie. 3. Bd. 1926.

Biberhofer, R., Regeneration des Amphioxus. Arch. f. Entw.-Mech. 22. Bd. 1906.

Biedermann, W., Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jen. Ztschr. f. Naturw. 36. Bd. 1901. Ztschr. f. Allg. Phys. 1. Bd. 1902.

Bier, A., Beobachtungen über Regeneration beim Menschen. Abhandl I—XX. Deutsche Med. Wochenschr. 43.—45. Bd. 1917—1919.

Derselbe, Reiz und Reizbarkeit. Münch. Med. Wochenschr. Nr. 46 u. 47. 1921.

Derselbe, Der Reizverzug. Münch. Med. Wochenschr. Nr. 31. 1922.

Bier, A., Über Regeneration insbesondere beim Menschen. Verh. Ges. D. Nat. u. Ärzte. 1922.

Derselbe, Knochenregeneration, Pseudarthosen und Knochentransplantate. Arch. f. klin. Chir. 127. Bd. 1923.

Billard, A., Contributions à l'étude des Hydroides Multiplication, Régénération, Greffes etc. Annal. Sc. Nat. Paris. 20. Bd. 1904.

Bilski, F., Einfluß verschiedener Bedingungen, besonders der Alkoholvergiftung auf die Regeneration des Froschlarvenschwanzes. Arch. f. Entw.-Mech. 107. Bd. 1926.

Bischler, V., Rôle du squelette dans la régénération des membres de Triton. C. r. Soc. phys. hist. nat. Genf. 40. Bd. 1923.

Derselbe, Régénération des pattes de Triton après ablation du squelette du zeugopode ou de l'autopode. C. rend. Soc. Biol. 92. Bd. 1925.

Derselbe et E. Guyénot, Régénération des pattes de Triton etc. C. r. Soc. Biol. 92. Bd. 1925.

Derselbe et E. Guyénot, Les potentialités régénératives dans les pattes privés de squelette. C. r. Soc. Biol. 92. Bd. 1925.

Bizzozero, G., Regeneration der Elemente der schlauchförmigen Drüsen und des Epithels des Darmkanals. Anat. Anz. 3. Bd. 1888.

Derselbe, Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals usw. Arch. f. mikr. Anat. 42. Bd. 1893.

Derselbe und G. Vassale, Erzeugung und physiolog. Regeneration der Drüsenzellen bei den Säugetieren. Virchows Archiv. 110. Bd. 1887.

Bledowski, R., Autotomie bei Arenicola marina. Sitz.-Ber. Ges. Wiss. Warschau 1911.

Blum, R., Zur Frage der Leberregeneration. Zieglers Beitr. z. Path. Anat. 72. Bd. 1924.

Blumstein-Judina, B., Die Pneumatisation des Markes der Vogelknochen. Anat. Hefte. 29. Bd. 1905.

Blunck, H., Lebensgeschichte der Gordiiden. Zool. Anz. 54. Bd. 1922.

Derselbe, Die Metamorphose des Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 1923 und E. Korschelt, Bearbeitung einheim. Tiere. 1. Monogr. 2. Bd., 25. Kap. Leipzig 1924.

Boas, J. E. V., Zur Morphologie der Wirbeltierkralle. Morphol. Jahrb. 21. Bd. 1894.

Derselbe, Zur Beurteilung der Polydactylie des Pferdes. Zool. Jahrb. (Anat.). 40. Bd. 1918.

Derselbe, Nogle nye tilfälde af Polydactyli hos hesten. Veterein. Landeshochschule. Kopenhagen 1922.

Boccadoro, C., Contributo allo studio di alcune questioni che interessano la rigenerazione delle fibre nervose etc. Boll. Soc. Med. Chir. Pavia 35, 6. 1923.

Böcker, E., Regenerationsversuche an knospenden Hydren. Biol. Z.-Blatt. 41. Bd. 1921.

Boeke, J., Nervenregeneration und verwandte Innervationsprobleme. Erg. d. Physiol. (Asher u. Spiro). 19. Bd. 1921.

Derselbe, Regeneration von sensiblen Nervenendkörperchen bei Nervendurchschneidung. Versl. K. Akad. Wetensch. Amsterdam. 31. Bd. 1922 (Zool. Bericht, 9. Bd., S. 61, 1926).

Bogacki, K., Experimentelle Flossenregeneration an Süßwasserfischen. Arch. f. Ent.-Mech. 22. Bd. 1906.

Böhmig, L., Studien an Doppelplanarien. Zool. Jahrb. (Anat.). 36. Bd. 1913.

Bohn, G., Influence de l'insolation des œufs d'Amphibiens sur l'évolution de l'émbryon. C. r. Soc. Biol. Paris. 56. Bd. 1904.

Derselbe, Influence des variations de l'éclairement sur les premiers stades larvaires des Amphibiens. Ebenda. 56. Bd. 1904.

Derselbe, De la lumière, de l'aliment etc. comme facteurs modificateurs du développement des Amphibiens. C. r. Acad. Sc. Paris. 138. Bd. 1904.

Derselbe, Influence de l'inanition sur les métamorphoses. C. r. Soc. Biol. Paris. 56. Bd. 1904.

Derselbe, Scissiparité et autotomie chez les Actinies. C. r. Soc. Biol. 60. Bd. 1908.

Bonnet, Ch., Traité d'Insectologie 2. p. Observations sur quelques espèces de Vers d'eau douce. Paris 1745.

Bordage, E., Autotomie et régénération chez divers Arthropodes. Thèse Fac. Sc. Paris u. Bull. Sc. France et Belgique. 39. Bd. 1905.

Börner, C., Zur Kenntnis der Apterygoten-Fauna von Bremen. Abh. Naturwiss. Ver. Bremen. 17. Bd. 1901.

Bornhagen, H., Regeneration (Aposporie) der Sporophyten von *Anthoceros laevis*. Biol. Z. Bl. 46. Bd. 1926.

Borst, M., Das pathologische Wachstum in Aschoffs Patholog. Anatomie, 6. Aufl. 2. Bd. 1923.

Boschma, H., Experimental budding in Fungia fungites. R. Ak. Wetenschap. Amsterdam. Proceed. 26. Bd. 1923.

Boulenger, G. A., On the scaling of the reproduced tail in lizzards. Proc. Zool. Soc. London 1888. Iguana 1898.

Boutan, L., Les perles naturelles etc. Ann. Sc. nat. Zool. (10) 6. Bd. 1923.

Boveri, Th., Abhängigkeit der Zellengröße und Zellenzahl usw. Zellenstudien V. 1905.

Bowerbank, J. S., On the vital power of the Spongidae. Report. Britt. Nat. Assoc. Meet. 26 u. 27, 1857 u. 58.

Braem, F., Untersuchungen über die Bryozoen des Süßwassers. Bibl. Zool. 6. Bd. 1890.

Braem, F., Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha. Z. f. wiss. Zool. 57. Bd. 1893.
Derselbe, Knospung der Margeliden. Biol. Z. Bl. 28. Bd. 1908.
Derselbe, Lebensgeschichte der Bryozoenkolonien. Bibl. Zool. (Zoologica). 52. Bd. 1908.
Derselbe, Die ungeschl. als Vorläufer der geschl. Fortpflanzung. Ebenda 30. Bd. 1910.
Derselbe, Die Knospung von Eleutheria und Margeliden. Ebenda 32. Bd. 1912.
Brandt, A., Sexualität. Eine biologische Studie. München 1925.
Brandt, Th., Zur Kenntnis der Organogenese bei caudaler Regeneration von Lumbriciden. Inaug.-Diss. Marburg 1908.
Brauer, A., Doppelbildungen des Skorpions. Sitz.-Ber. Ak. Wiss. Berlin. XII. 1917.
Braus, H., Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven. Verh. Anat. Ges. 1904.
Derselbe, Exper. Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anz. 26. Bd. 1905.
Derselbe, Vordere Extremität und Operculum bei Bombinator. Morphol. Jahrb. 35. Bd. 1906.
Derselbe, Entwicklungsgeschichtliche Analyse der Hyperdactylie. Münch. Med. Wochenschr. Nr. 8. 1908.
Brecher, L., Die Bedingungen für Fühlerfüße bei Dixippus (Homoeosis VII s. *Przibram* Hom. I—VIII). Arch. f Entw.-Mech. 102. Bd. 1924.
Bresca, G., Exper. Unters. über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen. Arch. f. Entw.-Mech. 29. Bd. 1910.
Breßlau, E., Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 76. Bd. 1904.
Derselbe, Über physiologische Verdoppelung von Organen. Verh. D. Zool. Ges. 21 (Basel). 1911.
Brieger, F., Unters. über den Wundreiz, Ber. D. Botan. Ges. 42. Bd. 1924.
Brock, J., Indische Cephalopoden. Zool. Jahrb. 2. Bd. 1886.
Brockelbank, M. Ch., Degeneration and regeneration of the lateral-line organs in Ameiurus nebulosus. Journ. Exp. Zool. 42. Bd. 1925.
Broman, J., Allgemeine Mißbildungslehre. Handb. der Path. und Norm. Physiol. 14. Bd., I. 1926.
Bruns, P., Die Lehre von den Knochenbrüchen. Wiss. Chirugie. Stuttgart 1886.
Buchanan, J. W., The control of head formation in Planaria by means of anesthetics. Journ. Exp. Zool. 36. Bd. 1922.
Derselbe, Weight changes and oxygen consumption during long exposure to dilute anaesthetics. Anat. Rec. 24. Bd. 1923.

Buchanan, J. W., On certain factors in regeneration. Ebenda. 24. Bd. 1923 und Journ. Exp. Zool. 37. u. 38. Bd. 1923.

Derselbe, On certain determing factors in regeneration. Anat. Rec. 24. Bd. 1923.

Buchner, P., Totale Regeneration bei chilostomen Bryozoen. Biol. Z. Bl. 38. Bd. 1918.

Derselbe, Studien über den Polymorphismus der Bryozoen (Reteporiden). Zool. Jahrb. (Syst.) 48. Bd. 1924.

Buddenbrock, W. v., Grundriß der Vergl. Physiologie. Berlin 1924/25.

Bülow, C., Teilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern. Arch. f. Naturgesch. 59. Bd. 1882.

Derselbe, Freiwillige und künstliche Teilung mit Regeneration bei Coelenteraten, Echinodermen nnd Würmern. Biol. C. Bl. 3. Bd. 1883.

Buschkiel, A., Abnorm starke Flossenbildung bei verschiedenen Fischen. Wochenschr. f. Aqu.- u. Terr.-Kunde. 3 u. 4. Bd. 1906/07.

Bütschli, O., Protozoen III. Infusorien. Bronns Klarem u. Ordnungen. 1887/89.

Derselbe, Untersuchungen über mikroskopische Schäume. Leipzig 1892.

Derselbe, Untersuchungen über Strukturen usw. Leipzig 1898.

Derselbe, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Leipzig 1910 bis 1924.

Byrnes, E. F., Regeneration of limbs in frogs after exstirpation. Anat. Anz. 15. Bd. 1899.

Derselbe, Regeneration of the anterior limb in the frog. Arch. f. Entw.-Mech. 18. Bd. und Biol. Bull. 7. Bd. 1904.

Derselbe, Regeneration of double tentacles in the head of Nereis. Arch. f. Entw.-Mech. 21. Bd. 1906.

Cajal, S. Ramon y, Estudios sobre la degeneración y regeneración del sistema nervoso. Madrid 1923.

Calkins, G. N., Regeneration and cell division in Uronychia. Journ. Exp. Zool. 10. Bd. 1911.

Derselbe, Effects produced by cutting Paramaecium. Biol. Bull. 21. Bd. 1911.

Derselbe, Uroleptus mobilis (Effect of cutting during conjugation). Journ. Exp. Zool. 34. Bd. 1921.

Cannon, H. G., On the metabolic gradients of the frogs egg. Proc. Roy. Soc. London. 94. Bd. 1923.

Carlgren, O., Studien über Regenerations- und Regulationserscheinungen (Actinien). Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 37., 43. u. 44. Bd. 1902/3—1908/9.

Carlgren, O., Regeneration von Prostoma (Tetrastemma). Zool. Studien. Tullberg 1907.

Derselbe, Zur Regeneration der Actinarien. Z. f. Morph. u. Oek. 5. Bd. 1925.

Carrière, J., Regenerationserscheinungen bei Wirbellosen. I. Pulmonaten. Würzburg 1880.

Caullery, M. et F. Mesnil, Sur un cas de ramification chez un annélide *(Dodecaceria concharum)*. Zool. Anz. 20. Bd. 1897.

Cerfontaine, P., Recherches expérimentales sur la régénération et l'heteromorphose chez Asteroides et Planaria. Arch. Biol. 19. Bd. 1903.

Cerny, A., Regeneration bei Süßwasser- und Nacktschnecken. Arch. f. Entw.-Mech. 19. u. 23. Bd. 1905 u. 1907.

Chadwick, H. C., Notes ou Cucumaria Planci. Proc. Transact. Biol. Soc. Liverpool. 5. Bd. 1891.

Chester, W. M., Wound closure and polarity in the tentacle of Metridium. Journ. Exp. Zool. 13. Bd. 1912.

Child, C. M., Fission and regulation in Stenostoma. Biol. Bull. 2. Bd. 1901. Arch. f. Entw.-Mech. 15. u. 17. Bd. 1903.

Derselbe, Experimental modifications of form regulation in Leptoplana. Journ. Exp. Zool. 1. Bd. 1904.

Derselbe, Form-regulation in Cerianthus I—IX. Biol. Bull. 5.—8. Bd. 1903—1905.

Derselbe, Form regulation. Relation between central nervous system and regeneration in *Leptoplana*. Journ. Exp. Zool. 1. u. 2. Bd. 1904/5.

Derselbe, Functional regulation and regeneration in Cestoplana. Arch. f. Entw.-Mech. 19. Bd. 1905.

Derselbe, Form regulation in Cerianthus. Biol. Bull. 8. Bd. 1905.

Derselbe, Relation between regulation and fission in Planaria. Biol. Bull. 11. Bd. 1906.

Derselbe, Significance of the different methods of regulation in Turbellaria. Arch. f. Entw.-Mech. 20. Bd. 1906.

Derselbe, Positions and proportions of parts during regulation in *Cestoplana* in the absence of the cephalic ganglia. Arch. f. Entw.-Mech. 20. Bd. 1906.

Derselbe, Localization of different methods of form-regulation in *Polychoerus caudatus*. Arch. f. Entw.-Mech. 23. Bd. 1907.

Derselbe, Form-regulation in Tubularia I—VI. Arch. f. Entw.-Mech. 23. u. 24. Bd. 1907.

Derselbe, Studies on regulation of Planaria. Journ. Exp. Zool. 1., 2. und 4. Bd. 1904—1906. Arch. f. Entw.-Mech. 20., 23. und 24. Bd. 1905—1907.

Derselbe, Functional regulation in the intestine of Cestoplana. Journ. Exp. Zool. 4. Bd. 1907.

Child, C. M., Regulation of Harenactis in alterated environment. Biol. Bull. 16. Bd. 1908.

Derselbe, Factors in form regulation in Harenactis. Journ. Exp. Zool. 6. u. 7. Bd. 1909.

Derselbe, Regulatory change of shape in Planaria. Biol. Bull. 16. Bd. 1909.

Derselbe, Regulatory processes in Harenactis. Biol. Bull. 16. Bd. 1909.

Derselbe, Form regulation in Harenactis. Journ. Exp. Zool. 7. Bd. 1909.

Derselbe, Physiological isolation of parts and fission in Planaria. Arch. f. Entw.-Mech. 30. Bd. 1910.

Derselbe, Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus. Verh. u. Aufs. Entw.-Mech. (Roux) 11. 1911.

Derselbe, Physiol. dominance of anterior over posterior regions in the regulation of Planaria. Journ. Exp. Zool. 11. Bd. 1911.

Derselbe, Formation of new zooids in Planaria. Journ. Exp. Zool. 11. Bd. 1911.

Derselbe, The regulatory processes in organisms. Journ. of Morphology. 22. Bd. 1911.

Derselbe, Experimental control of Morphogenesis in the regulation of Planaria. Biol. Bull. 20. Bd. 1911.

Derselbe, The axial gradients in Planaria as a limiting factor in regulation. Journ. Exp. Zool. 10. u. 11. Bd. 1911.

Derselbe, Dynamic factors in the regulatory morphogenesis of Planaria in relation to the axial gradients. Journ. Exp. Zool. 13. Bd. 1912.

Derselbe, Relation between resistance to depressing agents and rate of metabolism in Planaria. Journ. Exp. Zool. 14. Bd. 1913.

Derselbe, Nature of the axial gradients in Planaria etc. Arch. f. Entw.-Mech. 37. Bd. 1913.

Derselbe, The asexual cycle of *Planaria velata* in relation to senescence and rejuvenescence. Biol. Bull. 25. u. 26. Bd. 1913/14.

Derselbe, Stimulation of pieces by section in Planaria. Journ. Exp. Zool. 16. Bd. 1914.

Derselbe, Dynamic factors in head determination in Planaria. Journ. Exp. Zool. 17. Bd. 1914.

Derselbe, Individuality in organisms. Chicago 1915.

Derselbe, Senescence and rejuvenescence. Chicago 1915.

Derselbe, Control of head-form and head-frequency in Planaria by means of potassiumcyanide. Journ. Exp. Zool. 21. Bd. 1916.

Derselbe, Demonstration of the axial gradients by means of Potassium. Biol. Bull. 36. Bd. 1919.

Derselbe, Some consideration concerning the nature and origin of physiological gradients. Biol. Bull. 39. Bd. 1920.

Child, C. M., Head frequency in Planaria dorotocephala in relation to age, nutrition and motor activity. Journ. Exp. Zool. 30. Bd. 1920.

Derselbe, Studies on the dynamics of morphogenesis etc. in experimental reproduction (Planarian-head). Journ. Exp. Zool. 33. Bd. 1921.

Derselbe, Physiological factors in the development of the planarian-head. Journ. Exp. Zool. 33. Bd. 1921.

Derselbe, The axial gradients in Hydrozoa. Biol. Bull. 36., 37., 41., 45. u. 48. Bd. 1919—1925.

Derselbe, Embryonic development of Hydroids (Axial gradients VI). Biol. Bull. 48. Bd. 1925.

Chun, C., Die Dissogonie, eine neue Form der geschl. Zeugung. Festschrift f. Leuckart. Leipzig 1892.

Cohen-Kysper, A., Rückläufige Differenzierung und Entwicklung. Leipzig 1918.

Cole, W. H., Transplantation of skin in frog tadpoles etc. Journ. Exp. Zool. 35. Bd. 1922.

Collins, H. H., Normal moult and artificially induced regeneration of pelage in Peromyscus. Journ. Exp. Zool. 27. Bd. 1918/19.

Colosi, G., Il comportamento della superficie di taglio nelle Planarie mutilate. Rivista Sc. Nat. (Natura). 13. Bd. 1922.

Derselbe, I pretesi mutanti di una Planaria (Dendrocoelum lacteum). Riv. Scienze Naturali (Natura). 13. Bd. 1922.

Derselbe, Considerazioni analitiche sulla individualità e i sui rapporti con la rigenerazione e la riproduzione. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino. 38. Bd. 1923.

Colucci, V. S., Rigenerazione degli arti e della coda nei Tritoni. Mem. Accad. Bologna. 6. Bd. 1886.

Derselbe, Rigenerazione parziale dell' occhio nei Tritoni. Mem. Accad. Sc. Bologna. (5). 1. Bd. 1891.

Consoli, L., Rigenerazione in rapporto con la strobilazione negli Oligochaeti limicoli. Bull. Ist. Zool. Univ. Palermo. 1. Bd. 1923.

Contejean, C., Autotomie chez la Sauterelle et le Lézard. C. r. Acad. Sc. Paris. 111. Bd. 1890.

Cori, C. J., Anatomie und Histologie von Phoronis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 51. Bd. 1891.

Cornil, V. et P. Coudray, Evolution anatomique des fractures mobilisées dans le but de provoquer des pseudarthroses. Revue de Chirurgie. 30. Bd. 1904.

Cotte, J., La spongiculture peut-elle devenir une industrie? Bull. Enseign. Peches Mar. Orléans 1907.

Derselbe, Quelques observations de morphologie expérimentale sur les Spongiaires. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. t. 64. 1908.

Crozier, W. J., On regeneration and the reformation of lunules in Mellita. Amer. Journ. Anat. 53. Bd. 1919.
Cuénot, G., Etudes morphologiques sur les Echinodermes. Arch. Biol. 11. Bd. 1891.
Derselbe, L'autotomie caudale chez quelques rongeurs. Arch. Zool. exp. gén. (4). 6. Bd. 1907.
Derselbe, Régénération des pattes à la place d'antennes sectionées chez un Phasme. — Sur les differentes modes de régénération des antennes chez le Phasme *Carausius morosus*. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 172. Bd. 1921.
Culp, W., Vererbung und Mißbildung. Arch. f. pathol. Anat. 229. Bd. 1920.
Cunningham, J. F., An experiment concerning the absence of color from the lower sides of flat-fishes. Zool. Anz. 14. Bd. 1891.
Curtis, W. C., Life history, normal fission etc. of *Planaria maculata*. Boston Soc. Nat. Hist. 30. Bd. 1902.
Derselbe, Asexual reproduction of *Planaria maculata*. Biol. Bull. 2. Bd. 1901 und Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. 30. Bd. 1902.
Czerny, V., Beschreibung eines neugebildeten Gelenks nach totaler Resektion im Ellbogengelenk. Arch. f. klin. Chir. 13. Bd. 1872.
Cerski, S. und J. Nusbaum, Zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den Capitelliden. Internat. Bull. Akad. Krakau. 1905.
Czwiklitzer, R., Regeneration des Vorderendes von Ophryotrocha. Arch. f. Entw.-Mech. 19. Bd. 1905.

Dalyell, J. G., Observations on some interesting phenomena in animal physiology, exhibited by several species of Planariae Edinburg. 1814.
Derselbe, The powers of creator. 1. Bd. London 1851.
Dantschakoff, W., Wachstum transplantierter embryonaler Gewebe in der Allantois. Z. f. Anat. u. Entw.-Gesch. 74. Bd. 1924.
Davenport, C. B., Regeneration in Obelia and its bearing on differentiation in the germ-plasma. Anat. Anz. 9. Bd. 1894.
Derselbe, Experimental-Morphology. New York 1897—99.
Derselbe, Regeneration of ovaries in mice. Journ. Exp. Zool. 42. Bd. 1925.
Davies, H. R., Die Entwicklung der Feder. Morphol. Jb. 15. Bd. 1889.
Davis, D. W., Fission and regeneration in Sagartia. Science. 29. Bd. 1909.
Derselbe, Asexual multiplication and regeneration in Sagartia luciae. Journ. Exp. Zool. 28. Bd. 1919.
Dawydoff, C., Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren. Z. f. wiss. Zool. 69. Bd. 1901.
Derselbe, Regeneration bei den Enteropneusten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 93. Bd. 1909.

Dawydoff, C., Régénération de l'extrémité postérieure des Némertiens. Bull. Acad. Imp. Sc. Petersburg. (6.) 3. Bd. 1909.

Derselbe, Restitution von Kopfstücken bei Nemertinen. Zool. Anz. 36. Bd. 1910.

Deegener, P., Darmkanal der Insekten. Schröders Handb. der Entomologie. 1. Bd. 1913.

Deichmann, E., On some cases of multiplication by fission and of coalescence in Holothurians etc. Vidensk. Medd. Dansk. Naturhist. Foren. 73. Bd. 1922.

Dembowska, W. S., Regeneration von Stylonychia mytilus. Arch. f. Ent.-Mech. 104. Bd. 1925.

Dieselbe, Studies on the regeneration of the ciliary apparatus in some marine Hypotricha. Journ. Exp. Zool. 43. Bd. 1926.

Detwiler, S. R., Experiments on the development of the shoulder girdle and the anterior limb of Amblystoma. Journ. Exp. Zool. 25. Bd. 1918.

Derselbe, Transplantation of limbs in Amblystoma. Formation of nerve plexus and the function of the limbs. Journ. Exp. Zool. 31. Bd. 1920.

Derselbe, The effects of bilateral exstirpation of the anterior limb rudiments in Amblystoma. Journ. Comp. Neur. 37. Bd. 1924.

Dicquemare, Abbé, Essay on the natural history of Sea-Anemones. Phil. Transactions. 65. Bd. 1775.

Dimon, A. C., Regeneration of a heteromorphic tail in Allolobophora. Journ. Exp. Zool. 1. Bd. 1904.

Dogiel, V., Atavistische Mißbildung einer Pantopodenlarve. Zool. Anz. 38. Bd. 1911.

Doutrelepont, Zur Regeneration der Knochen nach subperiostaler Gelenkresektion. Arch. f. klin. Chir. 9. Bd. 1868.

Drahn, F., Zur Entstehung der Hyperdactylie beim Schwein. Arch. wiss. prakt. Tierheilkunde. 49. Bd. 1923.

Dreyfus, L., Zum Kapitel der Häutungen. Zool. Anz. 14. Bd. 1891.

Driesch, H., Exper. Erzeugung von Teil- und Doppelbildungen. Entw. Mech. Studien I. Zeitschr. f. wiss. Zool. 53. Bd. 1892.

Derselbe, Entwicklungsmechanische Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 53.—55. Bd. 1892. Mitt. Zool. Station Neapel. 11. Bd. 1893 und Arch. f. Entw.-Mech. 1—6. Bd. 1894—1898.

Derselbe, Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.

Derselbe, Studien zum Regulationsvermögen der Organismen. Arch. f. Entw.-Mech. 9. Bd. 1900.

Derselbe, Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.

Derselbe, Studien über das Regulationsvermögen der Organismen (Tubularia, Clavelina). Arch. f. Entw.-Mech. 5., 9.—14. Bd. 1897—1902.

Driesch, H., Über ein neues äquipotentielles System und über solche Systeme überhaupt. Arch. f. Entw.-Mech. 14. Bd. 1902.
Derselbe, Die Restitution der *Clavelina lepadiformis*. Ebenda. 1902.
Derselbe, Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Ergebn. Anat. u. Entw.-Mech. 8., 11. u. 14. Bd. 1898, 1901 u. 1904.
Derselbe, Skizzen zur Restitutionslehre (Amphiglaena). Arch. f. Entw.-Mech. 20. Bd. 1906.
Derselbe, Regenerierende Regenerate. Arch. f. Entw.-Mech. 21. Bd. 1906.
Derselbe, Die Physiologie der tierischen Form. Ergebn. Physiol. V. 1906.
Derselbe, Philosophie des Organischen. Leipzig 1909.
Derselbe, Der Restitutionsreiz. Verh. u. Aufs. Entw.-Mech. (Roux) VII. 1909.
Dugès, A., Recherches sur l'organisation des planariées. Ann. Sc. Nat. Acad. Paris. (5.) 15. Bd. 1828.
Derselbe, Circulation, respiration et reproduction des annélides abranches. Ebenda. 16. Bd. 1828.
Du Hamel du Monceau, H. L., La physique des arbres. 3. Aufl. 1764.
Dumeril, A., Observations sur la monstrosité, dite polymélie ou augmentation des membres chez les batraciens anoures. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. 1. Bd. 1865.
Derselbe, Monstrosités chez les Reptiles et Urodèles. Ebenda. 3. Bd. 1867.
Duncker, G., Regeneration des Schwanzendes bei *Syngnathiden*. Arch. f. Entw.-Mech. 20. u. 24. Bd. 1906 u. 1907.
Dürken, B., Frühzeitige Exstirpation von Extremitätenanlagen beim Frosch. Z. f. wiss. Zool. 99. Bd. 1911.
Derselbe, Einseitige Augenexstirpation bei jungen Froschlarven. Z. f. wiss. Zool. 105. Bd. 1913.
Derselbe, Entwicklungs-Korrelationen und Lokalrassen bei Rana fusca. Biol. Z. Bl. 37. Bd. 1917.
Derselbe, Einführung in die Experimental-Zoologie. Berlin 1919.
Derselbe, Entwicklungs-Korrelationen zwischen Extremitäten und Nervensystem bei Rana. Biol. Z. Bl. 45. Bd. 1925.
Duyne, J. van, Heteromorphose bei Planarien. Arch. f. d. ges. Physiologie. 64. Bd. 1896.

Edinger, L., Regeneration der entarteten Nerven. D. Med. Wochenschr. 43. Bd. 1917.
Egger, E., Ein Fall von Regeneration einer Extremität von Reptilien. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 8. Bd. 1888.
Eimer, Th., Künstliche Teilbarkeit von Aurelia und Cyanea. Sitz.-Ber. Phys. Med. Ges. Würzburg 1874. (Medusen Tübingen 1878.)

Eimer, Th., Versuche über künstliche Teilbarkeit von Beroë. Arch. f. mikr. Anat. 17. Bd. 1880.

Ekman, G., Regeneration der Nasenanlage bei Rana fusca. Soc. Sc. Fenn. Com. Biol. 1. Bd. 1923.

Derselbe, Exper. Beiträge zur Herzentwicklung der Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. 106. Bd. 1925.

Ellis, M. M., Factors controlling the rate of regeneration in tadpoles of Rana. Biol. Bull. 14. Bd. 1908.

Derselbe, Regeneration in tadpoles of *Rana clamata*. Biol. Bull. 14. Bd. 1908.

Emmel, V. E., Regeneration of two crusher-claws etc. (*Homarus americanus*). Arch. f. Entw.-Mech. 22. Bd. 1906.

Endres, H., Anstichversuche an Eiern von *Rana fusca*. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.

Derselbe, Anstich- und Schnürversuche an den Eiern von *Triton taeniatus*. Jahr.-Ber. Schles. Ges. Vaterl. Kult. 1895.

Erhard, H., Kritik von J. Löbs Tropismenlehre etc. Zool. Jahrb. (Allg. Zool.) 39. Bd. 1923.

Ernst, P., Über Degeneration und Regeneration. D. Med. Wochenschr. 48. Bd., Nr. 7 u. 13. 1922.

Escherich, K. (Judeich-Nitsche), Die Forstinsekten Mitteleuropas. 1. Bd. Berlin 1914.

Eycleshymer, A. C., Observations on the decapitated young *Necturus*. Anat. Anz. 46. Bd. 1914.

Derselbe, Growth and regeneration of the gills in the young *Necturus*. Biol. Bull. 10. Bd. 1906.

Fadda, G., Über die Bildung der Doppelembryonen. Arch. f. Entw.-Mech. 107. Bd. 1926.

Faurot, L., Développment du pharynx des conples et des paires de cloisons. Arch. Zool. Exp. et Gén. 1. Bd. 1903.

Feßler, F., Entwicklungsmechanik des Auges. Arch. f. Entw.-Mech. 46. Bd. 1920.

Fick, R., Über die Form der Gelenkflächen. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. 1890.

Derselbe, Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke. Jena 1904 u. 1910.

Fick, R., Über die Entstehung der Gelenkformen. Abhandl. Akad. d. Wiss. Berlin 1921.

Figdor, W., Regeneration der Blattspreite bei Scolopendrium. Ber. d. D. Bot. Ges. 24. Bd. 1906.

Figdor, W., Restitutionserscheinungen an Blättern der Gesneriaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. 44. Bd. 1907.

Fischel, A., Exper. Untersuchung am Ctenophorenei. Arch. f. Entw.-Mech. 6. u. 7. Bd. 1897/98.

Derselbe, Regeneration der Linse. Anat. Anz. 14. Bd. 1898. Anatom. Hefte. 44. Bd. 1900 und Arch. f. Entw.-Mech. 15. Bd. 1902.

Derselbe, Stand der exper. Pathologie. Verh. d. Path. Ges. V. 1902.

Derselbe, Über den gegenwärtigen Stand der experimentellen Teratologie. Verh. D. Pathol. Ges. V. 1903.

Derselbe, Über rückläufige Entwicklung. Arch. f. Entw.-Mech. 42. Bd. 1916.

Derselbe, Normale und abnorme Entwicklung des Auges. Ebenda. 49. Bd. 1921.

Derselbe, Zur Entwicklungsmechanik der Linse. Arch. f. Entw.-Mech. 49. Bd. 1921.

Fisher, W. K., Asexual reproduction in the starfish Sclerasterias. Biol. Bull. 48. Bd. 1925.

Flexner, S., Regeneration of the nervous system of Planaria. Journ. Morph. 14. Bd. 1898.

Föyn, B., Künstlich hergestellter Hermaphroditismus bei Hydroiden Zool. Anz. 61. Bd. 1924.

Fraisse, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei Wirbeltieren. Cassel und Berlin 1885.

Franke, G., Wachstum und Verbildungen des Körpers und der Nasenscheidewand usw. Z. f. Laryngologie. 10. Bd. 1922.

Frazee, O. E., Effect of electrical stimulation upon the rate of regeneration in *Rana* and *Amblystoma*. Journ. Exp. Zool. 7. Bd. 1909.

Frédéricq, L., Sur l'autotomie chez les animaux. Arch. Zool. exp. gén. 2. Ser. 1. Bd. 1883. — Mutilations spontanées. Rev. Scient. Paris. 12. Bd. 1886. — Autotomie etc. Bull. Acad. Roy. Belgique, 3. Ser. 26. Bd. 1893.

Frenzel, J., Über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. 26. Bd. 1885.

Freund, H., Abhängigkeit der Zelldimensionen von Außenbedingungen. Ber. D. Botau. Ges. 41. Bd. 1923.

Freundlich, H. F., Entwicklung und Regeneration von Gefäßbündeln in Blattgebilden. Jahrb. f. wiss. Bot. 46 Bd. 1908.

Friedenthal, H., Allgemeine und spezielle Physiologie des Menschenwachstums. Berlin 1914.

Friedländer, B., Über die Regeneration herausgeschnittener Teile des Zentralnervensystems des Regenwurmes. Zeitschr. f. wiss. Zool. 60. Bd. 1895.

Friedrich, P., Regeneration der Beine und Autotomie bei Spinnen. Arch. f. Entw.-Mech. 20. Bd. 1906.

Fritsch, C., Regeneration des Gliedmaßenskeletts der Amphibien. Zool. Jahrb. (Phys. Abt.) 30. Bd. 1911.

Fuchs, F., Augenregeneration nach Entfernung des Bulbus bei Alytes und Bufo. Zool. Jahrb. (Abt. Allg. Zool.) 41. Bd. 1924.

Fujinami, A., Gewebsveränderungen bei der Heilung von Knochenfrakturen. Zieglers Beitr. Path. Anat. 29. Bd. 1901.

Fulinski, B., Restitutionsvermögen der Rhabdocolen. Arch. f. Entw.-Mech. 51. Bd. 1922.

Derselbe, Keimblätterbildung bei *Dendrocoelum lacteum*. Zool. Anz. 47. Bd. 1916.

Gadow, H. und E. Selenka, Vögel. Bronns Chass. u. Ordnung. Leipzig 1891.

Galtsoff, P. S., Regeneration after dissociation (Microciona). Journ. Exp. Zool. 42. Bd. 1925.

Garcia-Banus, M., Is the theory of axial gradients in the regeneration of Tubularia supported by facts. Journ. Exp. Zool. 26. Bd. 1918.

Gassul, R., Auspflanzung, Überpflanzung und Regeneration von Explantaten der Froschhaut. Arch. f. Entw.-Mech. 52. Bd. 1923.

Gast, R. und E. Godlewski, Die Regulationserscheinungen bei Pennaria. Arch. f. Entw.-Mech. 16. Bd. 1903.

Gaza, W. v., Wundheilung, Transplantation, Regeneration usw. Handb. Norm. Path. Physiol. 14. Bd. (I) 1926.

Gebhardt, W., Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel usw. Verh. D. Zool. Ges. 22. 1922.

Gelei, J. v., Sproßbildung von Hydra grisea. Angaben über die Selbstgestaltungsfähigkeit des Organismus als eines Ganzen. Arch. f. Entw.-Mech. 105. Bd. 1925.

Giard, M. A., Polydactylie prov. chez *Pleurodeles*. C. r. Soc. Biol. Paris 1895.

Gierke, E. v., Störungen des Stoffwechsels in: Aschoff. Pathol. Anat. 6. Aufl. 1923.

Giesbrecht, W., Stomatopoden, Fauna und Flora des Golfs von Neapel. 33. Monographie. 1910.

Giorgi, P. de, Les pontentialités des régénérats chez Salamandra maculosa. Rev. Suisse Zool. 31. Bd. 1924.

Gläser, K., Herkunft des Knorpels an regenerierenden Amphibienextremitäten. Arch. f. mikr. Anat. 75. Bd. 1910.

Gluck, F., Exstirpation von Organen. Arch. f. klin. Chir. 28. Bd. 1882.

Gluschkiewitsch, T. B., Regeneration von Clepsine. Arch. f. Entw.-Mech. 25. Bd. 1908.

Godelmann, R., Autotomie und Regeneration von *Bacillus rossii*. Arch. f. Entw.-Mech. 12. Bd. 1901.

Godlewski, M. E., Der Einfluß des Nervensystems auf die Regenerationserscheinungen der Molche. Anz. Akad. Wiss. Krakau 1904.

Derselbe, Regulationsvorgänge bei Tubularia. Arch. f. Entw.-Mech. 18. Bd. 1904.

Goebel, K., Entwicklungsgeschichte des Prothalliums vom Gymnogramme. Botan. Ztg. 35. Bd. 1877.

Derselbe, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. C. Bl. 22. Bd. 1902.

Derselbe, Weitere Studien über Regeneration. Flora. 92. Bd. 1903.

Derselbe, Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora. 95. Bd. 1905.

Derselbe, Experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin 1908.

Derselbe, Organographie der Pflanzen. II. Aufl. 1913—1923.

Goetsch, W., Beobachtungen und Versuche an Hydra. Biol. Z. Bl. 37. Bd. 1917.

Derselbe, Beiträge zur Unsterblichkeit der Metazoen. Biol. Z. Bl. 41. bis 43. Bd. 1921—1923.

Derselbe, Regeneration und Transplantation bei Planarien. Arch. f. Entw.-Mech. 49. u. 51. Bd. 1921/22.

Derselbe, Regeneration und Determination. Biol. Z. Bl. 45. Bd. 1925.

Derselbe, Tierkonstruktionen. München 1925.

Goette, A., Entwicklung und Regeneration des Skeletts der Amphibien. Ber. 50. Vers. D. Naturf. u. Ärzte 1877. Leipzig 1879.

Derselbe, Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskeletts der Molche. Leipzig 1879.

Goldfarb, A. J., Light as a factor in the regeneration. Journ. Exp. Zool. 3. Bd. 1906.

Derselbe, Influence of the nervous system in regeneration. Journ. Exp. Zool. 7. Bd. 1909.

Derselbe, Light as a factor in the regeneration of Hydroids. Journ. Exp. Zool. 8. Bd. 1910.

Goldner, J., Reaktionen der Thymus während der Knochenbrüche. Arch. f. Entw.-Mech. 104. Bd. 1925.

Goldschmidt, R., Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* usw. Z. f. wiss. Zool. 90. und 92. Bd. und Festschr. f. R. Hertwig. 1908, 1909 u. 1910.

Derselbe, Ein Beitrag zur Analyse der Doppelmißbildungen. Arch. f. Entw.-Mech. 47. Bd. 1921.

Goldstein, K., Beiträge zur Frage nach dem Einfluß des Zentralnervensystems auf Embryonalentwicklung nnd Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. 18. Bd. 1904.

Goldzieher u. Makai, Regeneration, Transplantation und Parabiose. Ergebnisse Allg. Pathologie. 16 (II). 1913.
Goodale, H. D., Castration in ducks. Biol. Bull. 20. Bd. 1910.
Göppert, E., Zur Phylogenese der Wirbeltierkralle. Morphol. Jahrb. 25. Bd. 1898.
Graff, L. v., (Böhmig, v. Wagner, Steinmann) Rhabdocoele und Dendrocoele Turbellarien in Bronns Klass. u. Ordng. 1904—1908, 1912—1917.
Gräper, L., Dreischwänzige Eidechse mit sieben Schwanzskeletten. Arch. f. Ent.-Mech. 27. Bd. 1909.
Derselbe, Determination und Differenzierung. Arch. f. mikr. Anat. und Entw.-Mech. 98. Bd. 1924.
Derselbe, Gedanken über die tierische Entwicklung. Anat. Anz. 58. Bd. 1924.
Derselbe, Zur Genese der Polydactylie. Arch. f. Entw.-Mech. 107. Bd. 1926.
Gravier, Ch., Contribution à l'étude de la régénération de la partie antérieure du corps chez les Polychètes. Ann. Sc. nat. Zool. (9) 9. Bd. 1909.
Gregory, L. U., Observations on the life history of Tillina magna. Journ. Exp. Zool. 6. Bd. 1909.
Grisi, A., Processi rigenerativi del miocardio. Arch. Sc. Med. 45. Bd. 1923.
Grochmalicki, J., Über Mißbildungen von Salamandern im Mutterleib. Arch. f. Ent.-Mech. 28. Bd. 1909.
Groß, J., Das Verhältnis der vergleichenden und der experimentellen Methode in der Zoologie. Naturwiss. 13. Bd. 1925.
Derselbe, Versuche und Beobachtungen über die Biologie der Hydriden. Biol. Zentr.-Bl. 45. Bd. 1925.
Große-Allermann, W., Studien über *Amoeba terricola*. Arch. f. Prot.-Kunde. 17. Bd. 1909.
Gruber, A., Künstliche Teilung bei Infusorien. 4. u. 5. Bd. 1885/86.
Derselbe, Zur Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. Nat. Ges. Freiburg. 1. Bd. 1886.
Derselbe, Mikroskopische Vivisektion. Ebenda. 7. Bd. 1893.
Gruber, K., Biol. und exper. Unters. an *Amoeba proteus*. Arch f. Prot. Kunde 25. Bd. 1912.
Gudernatsch, J. T., Feeding-experiments on tadpoles (Influence of organs with internal secretion). Arch. f. Entw.-Mech. 35. Bd. 1913.
Gurwitsch, A., Über den Begriff des embryonalen Feldes. Arch. f. Entw.-Mech. 51. Bd. 1922.
Derselbe, Ursachen der Zellteilung. Arch. f. Entw.-Mech. 52. Bd. 1923.
Derselbe, Die Natur des spezifischen Erregers der Zellteilung. Ebenda. 100. Bd. 1924.

Haase, H., Regenerationsvorgänge bei Tubifex. Z. f. wiss. Zool. 65. Bd. 1898.

Haberlandt, G., Zur Physiologie der Zellteilung. I. u. IV. Sitz.-Ber. Akad. Wiss., Berlin 1913/14. 1919.

Derselbe, Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. allg. Botanik. 2. Bd. 1921.

Derselbe, Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung. Biol. Z.-Bl. 42. Bd. 1922.

Häckel, E., Generelle Morphologie. 1. Bd. S. 137. 1866.

Derselbe, Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht 1869.

Derselbe, Die Kometenform der Seesterne. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd. Suppl. 1878.

Haecker, V., Umkehrbare Prozesse in der organischen Welt. Abh. z. theoret. Biologie. Nr. 15. 1922.

Hadzi, J., Rückgängig gemachte Entwicklung einer Meduse. Zool. Anz. 34. Bd. 1909.

Hagmeier, A., Zur Kenntnis der Mermithiden. Zool. Jahrb. (System.) 32. Bd. 1912.

Hahn, C. W., Dimorphism and regeneration in Metridium. Journ. Exp. Zool. 2. Bd. 1905.

Hall, A. R., Regeneration in the annelid nerve cord. Journ. Comp. Neur. Philadelphia. 33. Bd. 1921.

Hamburger, V., Einfluß des Nervensystems auf die Entwicklung der Extremitäten von Rana. Arch. f. Entw.-Mech. 105. Bd. 1925.

Hammatt, M. L., Reproduction of Metridium by fragmental fission. Amer. Nat. 40. Bd. 1906.

Hämmerling, J., Über dauernd teilungsfähige Körperzellen bei *Aeolosoma*. Biol. Z.-Bl. 44. Bd. 1924.

Derselbe, Ungeschl. Fortpflanzung und Regeneration bei Aeolosoma. Zool. Jahrb. (Allg. Zool.) 41. Bd. 1924.

Hanko, R., Regeneration des Operculums bei *Murex*. Arch. f. Entw.-Mech. 35. Bd. 1914.

Derselbe, Über den gespaltenen Arm eines *Octopus*. Ebenda. 37. Bd. 1913.

Derselbe, Regeneration bei *Nassa mutabilis*. Ebenda. 38. Bd. 1914.

Hargitt, C. W., Recent experiments on Regeneration. Zool. Bull. 1. Bd. 1898.

Derselbe, Experimental studies upon Hydromedusae. Biol. Bull. 1. Bd. 1900.

Derselbe, Variation among Hydromedusae. Biol. Bull. 2. Bd. 1901.

Derselbe, Regeneration in Rhizostoma pulmo. Journ. Exp. Zool. 1. Bd. 1904.

Hargitt, C. W., Regenerative potencies of dissociatad cells of Hydromedusae. Biol. Bull. 28. Bd. 1915.

Hargitt, G. T., Notes on the Regeneration of Gonionemus. Biol. Bull. 4. Bd. 1902.

Derselbe, Regeneration in Hydromedusae. Arch. f. Entw.-Mech. 17. Bd. 1903.

Derselbe, Budding tentacles of Gonionemus. Biol. Bull. 6. Bd. 1904.

Harms, J. W., Degeneration und Regeneration der Daumenschwielen und Drüsen bei *Rana fusca*. Arch. f. ges. Physiol. 128. Bd. 1909.

Derselbe, Über funktionelle Anpassung bei Regenerationsvorgängen. Arch. f. ges. Physiol. 132. Bd. 1910.

Derselbe, Ovarialtransplantation bei Regenwürmern, eine Methode zur Bastardierung. Zool. Anz. 36. Bd. 1910.

Derselbe, Beeinflussung der Daumenballen der Kastrasten durch Transplantation auf normale *Rana fusca*. Zool. Anz. 39. Bd. 1912.

Derselbe, Überpflanzung von Ovarien in eine fremde Art. I. Lumbriciden, II. Tritonen. Arch. f. Entw.-Mech. 34. u. 35. Bd. 1912/13.

Derselbe, Die innere Sekretion der Keimdrüsen. Jena 1914.

Derselbe, Keimdrüsen und Alterszustand. Fortschr. naturwiss. Forschung. 11. Bd. 1922.

Derselbe, Individualzyklen als Grundlage für die Erfassung des biologischen Geschehens. Königsberger Gel. Ges. 1. Bd. 1924.

Derselbe, Körper- und Keimzellen. 2 Bände. Berlin 1926.

Harper, E. H., Regeneration in Stylaria lacustris. Biol. Bull. 6. Bd. 1904.

Harrison, R. G., Growth and regeneration of the tail of the frog larva. Arch. f. Entw.-Mech. 7. Bd. 1898.

Derselbe, Über die Histogenese des peripheren Nervensystems bei Salmo salar. Arch. f. mikr. Anat. 57. Bd. 1901.

Derselbe, An experimental study of the relation of the nervous system in the developing musculature in the embryo of frog. Amer. Journ. Anat. 3. Bd. 1904.

Derselbe, Exper. Unters. über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. 63. Bd. 1904.

Derselbe, Experiments in transplanting limbs on their bearing upon the problems of development of nerves. Journ. Exp. Zool. 4. Bd. 1907.

Derselbe, Development of peripheral nerve fibres in altered surroundings. Arch. f. Entw.-Mech. 30. Bd. 1910.

Derselbe, Outgrowth of nerve fiber etc. Journ. Exp. Zool. 9. Bd. 1911.

Derselbe, Experiments on the development of the fore-limb of Amblystoma etc. Journ. Exp. Zool. 25. Bd. 1918.

Harrison, R. G., On relations of symmetry in transplanted limbs. Journ. Exp. Zool. 32. Bd. 1921.

Derselbe, The effect of reversing the mediolateral or transverse axis of the fore-limb bud in the salamander embryo (Amblystoma). Arch. f. Entw.-Mech. 106. Bd. 1925.

Hartmann, M., Ersatz der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Regeneration. Naturwiss. 9. Bd. 1921. — Biol. Zentr.-Bl. 42. Bd. 1922.

Derselbe, Ersatz der Fortpflanzung von Amoeben durch Regeneration. Arch. f. Prot.-Kunde. 49. Bd. 1924.

Hasemann, J. W., The direction of differentiation in regenerating Crustacean appendages. Arch. f. Entw.-Mech. 24. Bd. 1907.

Hausding, B., Studien über Actinoloba (Metridium) dianthus. Arch. f. Entw.-Mech. 38. Bd. 1914.

Hazen, A. P., Regeneration of head instead of a tail in the earthworm. Anat. Anz. 16. Bd. 1899.

Dieselbe, Regeneration of oesophagus in Sagartia luciae. — Regeneration in Sargartia luciae. Arch. f. Entw.-Mech. 14. u. 16. Bd. 1902/3.

Heidenhain, M., Plasma und Zelle. Jena 1907—1911.

Derselbe, Formen und Kräfte in der lebendigen Natur. Vortr. u. Aufs. Entw.-Mech. (Roux) 32. 1923.

Heider, K., Über Zahnwechsel bei polychaeten Anneliden. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1923.

Heine, Bernhard, Versuche über Knochenregeneration. (Sein Leben und seine Zeit.) Bearbeitet durch K. Vogeler, E. Redenz, H. Walter, B. Martin und A. Bier. Berlin 1926.

Heitz, E., Das Verhalten von Kern- und Chloroplasten bei der Regeneration. Z. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. 2. Bd. 1925.

Held, H., Die Entwicklung des Nervengewebes. Leipzig 1809.

Henneberg, B., Schwanzautotomie und Regeneration bei Säugern. Anat. Anz. 32. (Erg.-) Bd. 1908.

Hepke, P., Organogenetische Vorgänge bei der Regeneration der Naiden. Z. f. wiss. Zool. 63. Bd. 1897.

Herbst, C., Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901.

Derselbe, Entw.-Mech. oder Entw.-Physiologie der Organismen. Hand.-w.-buch d. Naturwiss. 3. Bd. 1913.

Derselbe, Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen I—VII. Arch. f. Entw.-Mech. 2., 9., 13., 30. und 42. Bd. 1895—1916.

Derselbe, Regeneration der Schwanzbeine von Palaemon nach Entfernen der Schwanzganglien. Arch. f. Entw.-Mech. 43. Bd. 1917.

Herfs, A., Studien an den Hautdrüsen der Land- und Süßwassergastropoden. Arch. f. mikr. Anat. 96. Bd. 1922.

Herlitzka, A., Sviluppo dei embrioni completi dei blastomeri isolati di uova di tritone. Arch. f. Entw.-Mech. 2. u. 4. Bd. 1895 u. 1897.

Herter, K., Tastsinn, Strömungssinn und Temperatursinn der Tiere usw. Berlin 1925.

Hertling, H., Augenexstirpation und Augenregeneration bei *Triton taeniatus*. Arch. f. Entw.-Mech. 49. Bd. 1921.

Hertwig, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Jena 1922.

Hertwig, O. und G., Allgemeine Biologie. 7. Aufl. Jena 1923.

Hescheler, K., Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Jen. Zeitschr. 30. u. 31. Bd. 1896 u. 1898.

Hesse, R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924.

Hewitt, J. H., Regeneration of Pleurotricha after merotomy. Biol. Bull. 27. Bd. 1914.

Hildebrand, F., Die Gattung Cyclamen. Jena 1908.

Derselbe, Ersatzbildung an einem Keimling von Cyclamen usw. Ber. D. Bot. Ges. 24. Bd. 1906.

Hines, C. S., The influence of the nerve on the regeneration of the leg of *Diemyctilus*. Biol. Bull. 10. Bd. 1906.

Hinrichs, M., Demonstration of the axial gradients by means of photolysis. Journ. Exp. Zool. 41. Bd. 1924.

Hirschler, J., Regenerationsstudien an Lepidopterenpuppen. Anat. Anz. 23. u. 25. Bd. 1903/4.

Derselbe, Regulatorische Vorgänge bei Hirudineen. Zool. Anz. 32. Bd. 1908.

Derselbe, Restitutions- und Involutionsvorgänge bei Ciona. Arch. f. mikr. Anat. 85. Bd. 1914.

His, W., Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.

Hofer, B., Exper. Unters. über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. Naturwiss. 24. Bd. 1890.

Derselbe, Regeneration des Hinterendes bei Fischen. Allgem. Fischereiztg. 1901.

Hoffmann, R. W., Entwicklungsgeschichte der Oligochaeten. Z. f. wiss. Zool. 66. Bd. 1899.

Hollande, A. C., L'autohémorrhée ou le rejet du sang chez les Insectes. Arch. Anat. Micr. 13. Bd. 1911.

Holmes, S. J., Regeneration as functional adjustment. Journ. Exp. Zool. 4. Bd. 1907.

Derselbe, Loxophyllum and its relation to regeneration. Journ. Exp. Zool. 4. Bd. 1907.

Derselbe, Minimal size reduction in Planarians through successive regeneration. Journ. Morph. 22. Bd. 1911.

Holtfreter, J., Defekt- und Transplantationsversuche an der Anlage von Leber und Pancreas jüngster Amphibienkeime. Arch. f. Entw.-Mech. 105. Bd. 1925.

Hooker, D., Regeneration in the spinal cord (frog tadpoles). Journ. Comp. Neurol. 38. Bd. 1925.

Höppli, R., Das Vorderende der Ascariden (Zellkonstanz). Z. f. Zellforsch. u. Mikr.-Anat. 2. Bd. 1925.

Hornell, J., Pearl formation in the Indian Pearl Oyster. Journ. As. Soc. Bengal. 18. Bd. 1922.

Horst, R., Lumbricus terrestris with bifurcated tail. Notes Leyden Mus. 5. Bd. 1886.

Howland, R. B., Regeneration of the segmental duct and experimental acceleration of growth of the mesonephros in *Amblystoma*. Journ. Exp. Zool. 44. Bd. 1926.

Hübner, H., Die Doppelembryonen des Menschen und der Tiere. Ergebn. Allg. Path. u. Path. Anat. 15. Bd. 1911.

Hunt, H. R., Regenerative phenomena following the removal of the digestive tube and the nerve cord of earth worms. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. 62. Bd. 1919.

Huxley, J. S., Restitution-bodies and free tissue culture in Sycon. Quart. Journ. Micr. Sc. 65. Bd. 1921.

Derselbe, Dedifferentiation and resorption in Perophora. Ebenda. 1921.

Huxley, T. H., Der Krebs. Internat. wiss. Bibl. 48. Bd. Leipzig 1881.

Hyman, L. H., An analysis of the process of regeneration in certain microdrilous oligachaetes. Journ. Exp. Zool. 20. Bd. 1916.

Hyman, L. H., Action of certain substances on oxygen consumption (Planaria). Americ. Journ. Physiol. 48. Bd. — Physiol. studies ou Planaria. Ebenda. 49. Bd. 1919 u. 1920.

Hyman, L. H., Axial gradients in Hydrozoa. Biol. Bull. 38. Bd. 1920.

Hyman, L. H., Metabolic gradients of vertebrate embryos. Biol. Bull. 40. Bd. 1921.

Hyman, L. H., Physiol. studies on Planaria. (V. Oxygen consumption of pieces etc.) Journ. Exp. Zool. 37. Bd. 1923.

Hyman, L. H., Oxygen consumption of pieces with respect to length, level etc. Journ. Exp. Zool. 37. Bd. 1923.

Hyman, L. H. and A. W. Bellamy, Correlation between metabolic gradients, electric gradients and galvanotaxis. Biol. Bull. 43. Bd. 1922.

Hyman, L. H. und A. E. Galigher, Metabolic gradients in Annelids. Journ. Exp. Zool. 34. Bd. 1921.

Ishikawa, Ch., Trembleys Umkehrungsversuche an Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool. 49. Bd. 1890.

Ishikawa, H., Wundheilung und Regenerationsfähigkeit bei Infusorien. Arch. f. Entw.-Mech. 35. Bd. 1913.

Issajew, W., Organisationszentren und formbestimmende Reize im Körper der *Hydra*. 1924.

Iwanow, P., Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus. Z. f. wiss. Zool. 75. Bd. 1903.

Derselbe, Regeneration der Segmente bei Polychaeten. Ebenda. 85. Bd. 1907.

Derselbe, Regeneration des Vorder- und Hinterteils bei Spirographis. Ebenda. 91. Bd. 1908.

Derselbe, La régénération et l'ontogénèse des Polychaetes. Journ. Russe de Zool. 1. Bd. 1916.

Janda, V., Fühlerähnliche Heteromorphosen an Stelle von Augen bei *Stylopyga* und *Tenebrio*. Arch. f. Entw.-Mech. 36. Bd. 1913.

Derselbe, Die Veränderungen des Geschlechtscharakters und die Neubildung des Geschlechtsapparats von *Criodrilus lacuum*. Biol. Z.-Bl. 46. Bd. 1916.

Derselbe, Regeneration der Geschlechtsorgane bei Criodrilus. Arch. f. Entw.-Mech. 33. u. 34. Bd. 1912. Anat. Anz. 50. Bd. 1918.

Derselbe, Regeneration der Geschlechtsorgane bei Rhynchelmis. Zool. Anz. 59. Bd. 1924.

Derselbe, Die Veränderung des Geschlechtscharakters und die Neubildung des Geschlechtsapparates von *Criodrilus* etc. Arch. f. Entw.-Mech. 107. Bd. 1926.

Janse, J. M., Polarität und Organbildung bei Caulerpa prolifera. Jahrb. wiss. Bot. 42. Bd. 1906.

Derselbe, Organveränderung bei Caulerpa prolifera. Jahrb. wiss. Bot. 45. Bd. 1908.

Joest, E., Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mech. 5. Bd. 1897.

Derselbe, Zur Frage der biolog. Einteilung der Mißbildungen. Arch. f. path. Anat. 234. Bd. 1921.

Derselbe, Spezielle pathologische Anatomie der Haussäugetiere. 4 Bde. Berlin 1925.

Joff, N. A., Über Regeneration bei Infusorien. Arch. Russ. Protistol. Ges. 2. Bd 1923.

Johnson, H. P., Morphology and biology of the Stentors. Journ. of Morph. 8. Bd. 1893.

Johnson, J. R., The genus Planaria. Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1822 und 1825.

Jokl, A., Ein natürlich entstandenes Lentoid. Arch. f. Entw.-Mech. 44. Bd. 1918.

Jordan, H., Der Wiederersatz verstümmelter Kristalle. Arch. f. Anat. Phys. 1842.
Jost, L. u. W. Benecke, Pflanzenphysiologie. 4. Aufl. Jena 1923.
Jurczyk, Ch., Zur Regeneration bei *Stephanoceros*. Zool. Anz. 67. Bd. 1926.

Kammerer, P., Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven vom Alter. Arch. f. Entw.-Mech. 19. Bd. 1905.
Derselbe, Die angeblichen Ausnahmen von der Regenerationsfähigkeit bei den Amphibien. Zentr.-Bl. f. Physiol. 19. Bd. 1905.
Derselbe, Regeneration des Dipterenflügels (Imago). Arch. f. Entw.-Mech. 25. Bd. 1907.
Derselbe, Ursprung der Geschlechtsunterschiede. Fortschr. naturwiss. Forschung. 5. Bd. 1912.
Derselbe, Exper. über Fortpflanzung, Farbe, Augen etc. bei *Proteus anguineus*. Arch. f. Entw.-Mech. 33. Bd. 1912.
Derselbe, Nachweis normaler Funktion beim herangewachsenen Lichtauge des Proteus. Arch. f. d. ges. Physiol. 153. Bd. 1913.
Derselbe, Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsverwandlung. Wien 1918.
Kanajew, P., Die histologischen Vorgänge bei der Regeneration von *Pelmatohydra oligactis*. Zool. Anz. 65. u. 67. Bd. 1925/26.
Karzel, R., Über die Regeneration von Sproßspitzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 63. Bd. 1924.
Kaßner, F., Regeneration der Epidermis. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten. 20. Bd. 1910.
Kaufmann, E., Spez. Path. Anatomie. 8. Aufl. 1922.
Kaufmann-Wolf, M., Embryolog. und anatom. Beiträge zur Hyperdactylie (Houdanhuhn). Morph. Jahrb. 38. Bd. 1908.
Keibel, F., Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Ergebn. Anat. Entw.-Ges. 5. Bd. 1894.
Keil, E., Studien über Regulationserscheinungen an Polycelis nigra. Arch. f. Entw.-Mech. 102. Bd. 1924.
Keiller, V. H., Regeneration in short head-pieces of Planaria. Arch. f. Entw.-Mech. 31. Bd. 1911.
Kellogg, V. L., Restorative regeneration in nature of the starfish *Linckia diplax*. Journ. Exper. Zool. 1. Bd. 1904.
Kenk, R., Normale und regenerative Entwicklung des Kopulationsapparats paludicoler Tricladen. Zool. Anz. 54. Bd. 1922. — Zool. Jahrb. (Anat.). 45. Bd. 1924.
Kennel, J. v., Über Ctenodrilus pardalis. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 5. Bd. 1882.
Kerb, H., Regeneration und Überwinterung der Ascidien. Sitz.-Ber. d. Ges. Natur. Fr. Berlin 1907 und Arch. f. mikr. Anat. 72. Bd. 1908.

King, H. D., Regeneration in Asterias. Arch. f. Entw.-Mech. 7. u. 9. Bd. 1898 u. 1900.

Dieselbe, Experiments on regeneration in Hydra viridis. Arch. f. Entw.-Mech. 13. u. 16. Bd. 1902 u. 1903.

Dieselbe, Regeneration in *Tubularia crocea.* Biol. Bull. 6. Bd. 1904.

Klaußner, F., Mehrfachbildung bei Wirbeltieren. Eine teratologische Studie. München 1890.

Klebs, G., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Arb. Bot. Inst. Tübingen. 2. Bd. 1888.

Derselbe, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

Derselbe, Probleme der Entwicklung. Biol. Z.-Bl. 24. Bd. 1904.

Derselbe, Künstliche Metamorphosen. Abh. Nat. Ges. Halle. 25. Bd. 1906.

Klee, R., Bau und Entwicklung der Feder. Hallesche Zeitschr. f. Naturwiss. 59. Bd. 1886.

Kleinenberg, N., Development of the earth-worm *Lumbricus trapezoides.* Quart. Journ. Micr. Sc. 19. Bd. 1879.

Klemm, E., Regeneration des Gonopodiums bei *Lebistes.* Bl. Aqu.- Terr.-Kunde. 35. Bd. 1924.

Klintz, J. H., Regeneration der Antenne bei der Kellerassel. Arch. f. Entw.-Mech. 23. Bd. 1907.

Derselbe, Experimentelle Schwanzregeneration bei Bilchen (Myoxiden) und anderen Säugern. Arch. f. Entw.-Mech. 40. Bd. 1914.

Kny, L., Umkehrversuche mit *Ampelopsis quinquefolia* und *Hedera helix.* Ber. D. Bot. Ges. 7. Bd. 1889.

Koch, L., Entwicklungsgeschichte der Orobanchen. Heidelberg 1887.

Kochs, W., Regeneration von Organen bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. 49. Bd. 1897.

Koelitz, W., Längsteilung und Doppelbildungen bei Hydra. Zool. Anz. 35. Bd. 1910.

Derselbe, Morphologische und experimentelle Untersuchungen an Hydra. Arch. f. Entw.-Mech. 31. Bd. 1911.

Kofoid, C., Exuviation, autotomy and regeneration in Ceratium. Univ. Californ. Publ. Zool. 4. Bd. 1908.

Köhler, P., Reproduktions- und Regenerationsvorgänge bei Pilzen. Flora. 97. Bd. 1907.

Kölliker, A., Handbuch der Gewebelehre. 1. Bd. Leipzig 1889.

Kolmer, W., Eine spontane Linsenneubildung (zweite Linse) im Auge eines Welses. Arch. f. Entw.-Mech. 46. Bd. 1920.

Koncek, S. K., Autohämorrhoe bei Tetrodontophora gigas. Zool. Anz. 61. Bd. 1925.

König, E., Regeneration des Auges bei *Arion empiricorum.* Arch. f. mikr. Anat. 86. Bd. 1915.

Kopec, S., Relationship in the development of the brain and eyes of Lepidoptera. Journ. Exp. Zool. 36. Bd. 1922.

Derselbe, On the necessity of the brain for the inception of Insect-metamorphosis. Biol. Bull. 42. Bd. 1922.

Derselbe, The influence of the nervous system on the development and regeneration of muscles and integument in Insects. Journ. Exp. Zool. 37. Bd. 1923.

Kopsch, F., Organisation der Hemididymi und Anadidymi der Knochenfische. Internat. Monatsschr. f. Anat. Phys. 16. Bd. 1899.

Korschelt, E., Regenerationsvermögen der Regenwürmer. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Marburg 1897.

Derselbe, Regenerations- und Transplantationsversuche an Anneliden. Verh. D. Zool. Ges. 1898.

Derselbe, Doppelbildungen bei Lumbriciden. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904.

Derselbe, Regeneration und Transplantation. Jena 1907.

Derselbe, Zum Schalenersatz bei Landschnecken. Arch. f. Entw.-Mech. 30. Bd. 1910.

Derselbe, Regeneration im Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 8. Bd. 1913.

Derselbe, Zum Wesen der ungeschlechtl. Fortpflanzung usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. 117. Bd. 1917.

Derselbe, Über die natürliche und künstliche Teilung des *Ctenodrilus*. Arch. f. Entw.-Mech. 45. Bd. 1919.

Derselbe, Lebensdauer, Altern und Tod. 3. Aufl. Jena 1924.

Derselbe, Über die dauernd ungeschlechtliche Fortpflanzung des *Ctenodrilus*. Zool. Anz. 67. Bd. 1926.

Derselbe, Fortpflanzung der Tiere. Handb. norm. u. path. Physiologie. 14. Bd. 1926.

Korschelt, E. u. K. Heider, Vergleichende Entwicklungsgeschichte. Spez. Teil 1890—1893, Allg. Teil 1902—1910.

Kräpelin, K., Die deutschen Süßwasser-Bryozoen. Abh. Naturforsch. Verein Hamburg. 12. Bd. 1892.

Krause, W., Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane. Hb. Entw.-Gesch. (O. Hertwig) II, 1. 1906.

Derselbe, Handbuch der menschlichen Anatomie. 2. Bd. 1879.

Krecker, F. H., Regeneration in *Limnodrilus* and related forms. Z. f. wiss. Zool. 95. Bd. 1910.

Derselbe, Origin and activities of the neoblasts in the regenerations of Mikrodrilous annelides. Journ. Exp. Zool. 37. Bd. 1923.

Krizenecky, J., Regeneration des Abdominalendes von *Tenebrio molitor* während der postembryonalen Entwicklung. Arch. f. Entw.-Mech. 36. Bd. 1913.

Krizenecky, J., Restitutionserscheinungen an Stelle von Augen bei *Tenebrio*-Larven usw. Ebenda. 37. Bd. 1913.

Derselbe, Statisch-graphische Untersuchung und Analyse der zeitlichen Eigenschaften der Regenerationsvorgänge. Arch. f. Entw.-Mech. 42. Bd. 1916.

Derselbe, Zur Kenntnis der Regeneration der Seeigelstacheln. Arch. f. Entw.-Mech. 42. Bd. 1917.

Krüger, P., Tierphysiologische Übungen. Berlin 1926.

Kühn, A., Zur Kenntnis des Nervenverlaufs in der Rückenhaut von Rana fusca. Arch. f. mikr. Anat. 57. Bd. 1901.

Kühn, A., Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. Erg. Fortschr. Zool. 4. Bd. 1913.

Kükenthal, W., Zähne. Handwörterb. d. Naturwiss. 10. Bd. 1915.

Kupper, W., Knospenbildung an Farnblättern. Flora. 96. Bd. 1906.

Kurz, O., Die beinbildenden Potenzen entwickelter Tritonen, Arch. f. Entw.-Mech. 34. Bd. 1912.

Kuschakewitsch, S., Vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. Arch. f. Prot. K. Suppl. I. 1907.

Küster, E., Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911.

Derselbe, Zonenbildung in kolloiden Medien. Jena 1913.

Derselbe, Liesegangsche Ringe und verwandte Phänomene. Kolloid-Zeitschr. 13. Bd. 1913.

Derselbe, Über rhythmische Kristallisation. Ebenda. 14. Bd. 1914.

Derselbe, Rhythmische Strukturen im Pflanzenreich. Naturwiss. 1914.

Derselbe, Patholog. Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Jena 1925.

Kyrle, J., Regenerationsvorgänge im tierischen Pankreas. Arch. f. mikr. Anat. 72. Bd. 1908.

Lacaze-Duthiers, H., Organisation du Dentale. Ann. Sc. nat. (4). Zool. 5 Bd. 1856.

Lakon, G., Über eine Korrelationserscheinung bei Allium cepa. Flora. 105. Bd. 1913.

Lamprecht, W., Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen. Beitr. z. allg. Botan. 1. Bd. 1918.

Landauer, W., Lazeration, Knospung und Heteromorphose bei Actinia equina. Z. f. Morph. u. Oek. 3. Bd. 1924.

Derselbe, Zur Regeneration der Actinarien. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. 6. Bd. 1926.

Lang, P., Regeneration bei Planarien. Arch. f. mikr. Anat. 79. Bd. 1912.

Derselbe, Heteromorphose und Polarität bei Planarien. Arch. f. mikr. Anat. 82. Bd. 1913.

Lange, M. M., Regeneration and finer structure of the arms of the Cephalopods. Journ. Exp. Zool. 31. Bd. 1920.

Langenbeck, B., Resektionen (siehe Lücke).

Langerhans, P., Über kanarische Anneliden. Nova Acta Acad. Leop. Carol. 42. Bd. 1881.

Laurent, Zoophytologie, Voyage de la Bonite. Paris 1844.

Lauterborn, R., Beiträge zur Fauna und Flora des Oberrheins. Mitt. Pollichia 1904 (angeg. nach Hagmeier 1912).

Lawrentjew, B. J., Über die Erscheinungen der Degeneration und Regeneration im sympath. Nervensystem. Z. f. mikr. Anat. 2 Bd. 1925.

Lazarenko, T. M., Regeneration eines Hautsinnesorgans bei der Larve von *Oryctes nasicornis*. Arch. f. Entw.-Mech. 105. Bd. 1925.

Lebedinsky, N. G., Duplicitas anterior von Rana fusca etc. Anat. Anz. 56. Bd. 1922.

Leduc, S., Das Leben in seinem physikalisch-chemischen Zusammenhang. 1. u. 2 Bd. Die synthetische Biologie (übers. von Gradenwitz). Halle 1912 u. 1914.

Leeuw, C. de, Kompensatorische Hypertrophie und Hyperplasie des Lebergewebes beim Menschen. Virchows Arch. 210. Bd. 1912.

Léger, L. u. O. Dubosq, Grégarines et l'epithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. Parasit. 6 Bd. 1902 u. Arch. f. Prot. K. 4. Bd. 1904.

Lehmann, O., Flüssige Kristalle und die Theorie des Lebens. Leipzig 1906.

Derselbe, Fließende Kristalle und Organismen. Arch. f. Entw.-Mech. 21. Bd. 1906.

Derselbe, Scheinbar lebende Kristalle, Pseudopodien, Cilien und Muskeln. Biol. Z.-Bl. 28. Bd. 1908.

Derselbe, Neue Untersuchungen über flüssige Kristalle. Akad. Wiss. Heidelberg 1912 u. 1913.

Derselbe, Flüssige Kristalle, Molekularstruktur und Molekularkräfte. Verh. Nat. Ver. Karlsruhe. 1913.

Derselbe, Flüssige Kristalle und Kolloide. Kolloid.-Zeitsch. 15. Bd. 1914.

Levi, G., Wachstum und Körpergröße. Ergebn. Anatom. u. Entw.-Gesch. 26. Bd. 1925.

Levinsen, Sur la régéneration totale des Bryozoaires. Bull. Ac. Roy. Sc. Danmark IV. Kopenhagen 1907.

Lewin, K. R., Nuclear relations of *Paramecium caudatum* during the asexual period. Proc. Cambridge Phil. Soc. 16. Bd. 1911.

Derselbe, The behaviour of the Infusorian Micronucleus in Regeneration. Proc. Royal Soc. London. 84. Bd. 1911.

Lewis, W. H., Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. Americ. Journ. Anatomy 3., 6. u. 7. Bd. 1904 — 1907, Journ. Exp. Zool. 2. Bd. 1905.

Lexer, S., Wiederherstellungschirurgie. Leipzig 1920.
Derselbe, Arthrodesenoperation und Regenerationsfragen. D. Z. f. Chirurg. 162. Bd. 1921.
Derselbe, Allgemeine Chirurgie. Stuttgart 1922.
Lieberkühn, N., Beiträge zur Anatomie der Spongien. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1857.
Liesegang, R. E., Eigenschafteu von Gallerten. Naturw. Wochenschr. 11. Bd. 1896.
Derselbe, Über schalig-disperse Systeme. Kolloid Zeitschr. 12. Bd. 1912.
Derselbe, Innere Rhythmen im Pflanzenreich. Naturw. Wochenschrift 12. Bd. 1913.
Derselbe, Eine neue Art gestaltender Wirkung von chemischen Ausscheidungen. Arch. f. Entw.-Mech. 39. Bd. 1914.
Lillie, F. R., On the smallest parts of Stentor capable of regeneration. Journ. Morph. 12. Bd. 1897.
Derselbe, Regeneration and Regulation in Planarians. Americ. Nat. 34. Bd., 1900 und Americ. Journ. of Physiologie. 6. Bd. 1901.
Derselbe, Suppl. notes on twins in cattle. Biol. Bull. 44. Bd. 1923.
Derselbe and F. P. Knowlton, Effect of temperature on the development of animals. Zool. Bull. 1. Bd. 1897.
Linsbauer, K., Regeneration des Sproßvegetationspunktes. Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien Math. nat. Kl. 93. Bd. 1915.
Derselbe, Die physiologischen Arten der Meristeme. Biol. Z. Bl. 36. Bd. 1916.
Derselbe, Rückdifferenzierung als Voraussetzung ontogenetischer Entwicklung. Flora 118—119. 1925.
Derselbe, Über Regeneratiou der Farnprothallien und die Frage der Teilungsstoffe. Biol. Zentr.-Bl. 46. Bd. 1926.
Lipps, W., Exper. Untersuchungen über den Fortpflanzungswechsel bei *Stylaria lacustris*. Biol. Z.-Bl. 40. Bd. 1920.
Lipschütz, A., Die Pubertätsdrüse und ihre Wirkungen. Bern 1919.
Lissitzky, E., Durch experimentelle Eingriffe hervorgerufene Extremitäten bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. 75. Bd. 1910
Lloyd, D. J., Influence of the cut upon regeneration in *Gunda ulvae*. Proc. Roy. Soc. London B. 87. Bd. 1914.
Löb, J., Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere I u. II. Würzburg 1891 u. 92.
Derselbe, Some facts and principles of physiological morphology. Biol. lect. Woods Hole 1893—94.
Derselbe, Bemerkungen über Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.
Derselbe, Einfluß des Lichtes auf die Organbildung der Tiere. Arch. ges. Physiol. 63. Bd. 1896.

Löb, J., Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkung. Ebenda. 66. Bd. 1897.

Derselbe, Hat das Zentralnervensystem einen Einfluß auf die Larvenmetamorphose. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1897.

Derselbe, Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Arch. f. Entw.-Mech. 8. Bd. 1899.

Derselbe, Vorlesungen über die Dynamik der Lebensvorgänge. Leipzig 1906.

Derselbe, Artificial Parthenogenesis and fertilization. Chicago 1913.

Derselbe, Die Tropisenen. Handb. Vergl. Physiologie. 4. Bd. 1913.

Derselbe, The organism as a whole from a physico-chemical standpoint. New-York 1915.

Derselbe, Regeneration from a physico-chemical viewpoint. New-York 1924.

Derselbe, Les bases physico-chimiques de la régénération (Übers. des engl. Werkes) Paris 1925.

Locatelli, P., L'influenza del sistema nervoso sui processi di rigenerazione. Arch. Sc. Biol. 5. Bd. 1924.

Löhr, Th., Untersuchungen an sproßlosen Blattstecklingen. Inaug.-Diss. Bonn 1908.

Derselbe, Einige Blattstielpfropfungen. Bot. Ztg. 67. Bd. 1909.

Lopriore, G., Regeneration gespaltener Stammspitzen. Ber. D. Bot. Ges. 13. Bd. 1895.

Derselbe, Regeneration gespaltener Wurzeln. Nov. Act. Leop. Carol. 66. Bd. 1896.

Derselbe, Regeneration von Wurzeln und Stämmen. Internat. Bot. Kongreß. Jena 1905.

Lubarsch, O., Entzündung in Aschoffs Pathol. Anat. 1. Bd. 1923.

Lubosch, W., Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke. Jena 1910.

Lücke, A., Beiträge zur Lehre von den Resektionen. Arch. f. klin. Chirurgie. 3. Bd. 1862.

Ludwig, H., Eine abnorme *Cucumaria planci*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 53. Bd., Suppl. 1892.

Derselbe, Stachelhäuter (Seewalzen, Seesterne). Bronns Klass. u. Ordn. 2. Bd., III. 1889/99.

Lund, E., Reversibility of morphogenetic processes in Bursaria. Journ. Exp. Zool. 24. Bd. 1917/18.

Derselbe, Experimental control of organic polarity by the electric current. Journ. Exp. Zool. 34. u. 36. Bd. 1921/22.

Derselbe, Experimental control of organic polarity by the electric current. Journ. Exp. Zool. 36. u. 37. Bd. 1922/23.

Lund, E., Experimental control of organic polarity by electric current. IV. The quantitative relations between current density, orientation and inhibition of regeneration. Journ. Exp. Zool. 39. Bd. 1924.

Derselbe, Experimental control of organic polarity by the electric current. Journ. Exp. Zool. 41. Bd. 1925.

Derselbe, The electric polarity of *Obelia* and frog's skin and its reversible inhibition by cyanide, ether and chloroform. Journ. Exp. Zool. 44. Bd. 1926.

Lundegardh, H., Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen von *Coleus hybridus*. Arch. f. Entw.-Mech. 37. Bd. 1913.

Lus, J., Studies on regeneration and transplantation in Turbellaria. Bull. Soc. Nat. Moskau. — Sect. Biol. Exp. 1. Bd. 1924.

Derselbe, Regenerationsversuche an marinen Tricladen. Arch. f. Entw.-Mech. 108. Bd. 1926.

Luther, A., Angeblich echte Entwicklungskorrelationen zwischen Auge und Extremitäten bei den Anuren. Finske Vetenskaps. Soc. Forhandl. 48. Bd. Helsingfors 1916.

Maas, H., Über mechanische Störungen des Knochenwachstums. Virchows Archiv. 163. Bd. 1901.

Maas, O., Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte. Wiesbaden 1903.

Derselbe, Über die Einwirkung karbonatfreier und kalifreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme usw. Arch. f. Entw.-Mech. 22. Bd. 1906.

Derselbe, Über die Wirkung des Hungers und der Kalkentziehung bei Kalkschwämmen usw. Sitz.-Ber. Ges. f. Morph. u. Phys. 23. Bd. 1907.

Derselbe, Über Nichtregeneration bei Spongien. Arch. f. Entw.-Mech. 30. Bd. 1910.

Derselbe, Über Involutionserscheinungen bei Schwämmen und ihre Bedeutung für die Auffassung des Spongienkörpers. Festschrift für R. Hertwig. 3. Bd. Jena 1910.

Magnus, W., Die Formbildung der Hutpilze. Arch. f. Biontologie. 1. Bd. Berlin 1906.

Makaroff, N., Differenzierung der inneren Organe bei der Neubildung des Hinterendes der Oligochaeten. Bull. Soc. Sc. Nat. Univ. Moskau. Zool. 1889.

Mangold, O., Regulation und Determination an umgeordneten Furchungsstadien und verschmolzenen Keimen von *Triton*. Arch. f. Entw.-Mech. 47. Bd. 1920.

Derselbe, Situs inversus bei Triton. Arch. f. Entw.-Mech. 48. Bd. 1921.

Mangold, O., Transplantationsversuche zur Ermittlung der Eigenart der Keimblätter. Verh. D. Zool. Ges. 27. 1922.

Derselbe, Die Bedeutung der Keimblätter in der Entwicklung. Naturwiss. 13. Bd. 1925.

Derselbe, Hauptprobleme der Entwicklungsmechanik. Verh. D. Zool. Ges. 30. 1925.

Marchand, F., Die Mißbildungen. Real-Enzyklopädie Ges. Heilkunde. 1897.

Derselbe, Die Prozesse der Wundheilung. Deutsche Chirurgie 1901.

Derselbe, Veränderungen des Fettgewebes nach der Transplantation in einen Gehirndefekt. Regeneration usw. Zieglers Beitr. Path. Anat. 66. Bd. 1920.

Derselbe, Reizung und Reizbarkeit. Arch. f. Entw.-Mech. 51. Bd. 1922.

Derselbe, Die örtlichen reaktiven Vorgänge (Lehre von der Entzündung). Krehl-Marchand, Handb. allg. Pathologie IV, 1. 1925.

Marcucci, E., Rigenerazione della corda dorsale e la restituzione delle parti di coda asportate nelle larve di Amfibii. Boll. Soc. Nat. Napoli. 37. Bd. 1925.

Derselbe, Rigenerazione degli arti nei Rettili. Boll. Soc. Nat. Napoli. 38. Bd. 1926.

Marcus, E., Beobachtungen und Versuche an lebenden Meeresbryozoen. Zool. Jahrb. (Syst.-Abt.). 52. Bd. 1926.

Marinesco G., Recherches histo-chimiques sur le rôle des ferments oxydants dans les phénomènes de la vie à l'état normal et pathologique. Ann. d' Anat. path. 1. Bd. Nr. 2. Paris 1924.

Martens, E. v., Schalenregeneration bei *Psammechinus*. Sitz.-Ber. Nat. Fr. Berlin 1879.

Martin, B., Über Regeneration der Röhrenknochen. Arch. f. klin. Chirurgie. 113. Bd. 1920.

Martini, E., Die Nematoden-Entwicklung als Mosaikarbeit. Verh. Anat. Ges. Rostock 1906. Berlin 1908.

Derselbe, Studien über die Konstanz histolog. Elemente. Zeitschr. f. wiss. Zool. 92., 94. u. 102. Bd. 1909—1912.

Derselbe, Anatomie von *Oxyuris curvula*. Ebenda. 116. Bd. 1916.

Derselbe, Die Zahlenkonstanz im Aufbau des biolog. Zellenstaates. Naturwiss. 7. Bd. 1919.

Derselbe, Zellkonstanz und ihre Beziehungen zu anderen zoolog. Vorwürfen. Z. f. Anat. und Entw.-Gesch. 70. Bd. 1924.

Martius, F., Altern und Altwerden. Rostock 1911.

Massenti, G., Sulla rigenerazione del fegato. Boll. Soc. Med. Chirurg. Pavia. 35. Bd. 1923.

Mattes, O., Die histologischen Vorgänge bei der Wundheilung und Regeneration von *Hydra*. Zool. Anz. 62. Bd. 1925.

Matti, H., Die Knochenbrüche und ihre Behandlung. 1. und 2. Bd. Berlin 1918 und 1922.

Mattiesen, E., Embryonalentwicklung der Dendrocoelen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 77. Bd. 1904.

Maurer, F., Hautsinnesorgane, Federn und Haare. Morph. Jb. 18. und 20. Bd. 1892 und 93.

Derselbe, Hautdecke der Tiere. Hwb. Naturwiss. 5. Bd. 1914.

May, R. M., Rapport des nerfs avec la dégénérescence et la régénération des papilles gustatives. C. r. Ac. Sc. Paris. 180. Bd. 1925.

Derselbe, The relation of nerves to degenerating and regenerating taste buds. Journ. Exp. Zool. 42 Bd. 1925.

Mayer, A. G., Medusae from the Tortugas Bull. Mus. Comp. Zool. 37. Bd. 1900. — Medusae of the Bahamas. Meim. Nat. Sc. Mus. Brooklyn Inst. 1. Bd. 1904. — Medusae of the world. 1. u. 2. Bd. Hydromedusae. Washington 1910.

Maximow, A., Experimentelle Untersuchungen über die entzündliche Neubildung von Bindegewebe. Beitr. z. Patholog. Anat. Suppl. 5. 1902.

Derselbe, Die Zellformen des lockeren Bindegewebes. Arch. f. mikr. Anat. 67. Bd. 1906.

Derselbe, Untersuchungen über Blut und Bindegewebe VII und VIII, ebenda 96. und 97. Bd. 1922 und 1923.

Mazza, F., Rigenerazione della pinna caudale in alcuni pesci. Atti Soc. Lig. Sc. nat. 1. Bd. 1890.

McClendon, F. J., The laws of surface tension and their applicability to living cells. Arch. f. Entw.-Mech. 37. Bd. 1913.

McIntosh, W. C., Note on the development of lost parts in the Nemerteans. Journ. Linn. Soc. London. 10. Bd. 1870. — Nemerteans. Roy Society, London 1873/74.

Megusar, F., Tentakelregeneration bei *Limnaea*. Arch. f. Entw.-Mech. 25. Bd. 1907.

Derselbe, Regeneration bei Coleopteren. Arch. f. Entw.-Mech. 25. Bd. 1908.

Derselbe, Regeneration der Fang-, Schreit- und Sprungbeine bei der Aufzucht von Orthopteren. Arch. f. Entw.-Mech. 29. Bd. 1910.

Meisenheimer, J., Ergebnisse einiger Versuchsreihen von Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. Zool. Anz. 32. Bd. 1907.

Derselbe, Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Jena 1909 und 1912.

Derselbe, Wirkung von Hoden- und Ovarialsubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches. Zool. Anz. 38. Bd. 1911.

Derselbe, Geschlecht und Geschlechter. Jena 1921.

Meißner, G., Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Z. f. wiss. Zool. 7. Bd. 1856.

Meister, C. v., Rekreation des Lebergewebes nach Abtragen ganzer Lappen. Beitr. path. Anat. 15. Bd. 1894.

Mendel, L. B., Das Wachstum. Ergebn. Physiol. 15. Bd. 1916.

Menzi, J. J., Das Stamodaeum der Lumbriciden. Rev. Suisse Zool. 27. Bd. 1919.

Merkel, K., Versuche über die Regeneration der Kiemen der Froschlarven. Arch. f. Entw.-Mech. 105. Bd. 1925.

Meyer, A., Morph. und physiol. Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere I. Jena 1920.

Michel, A., Recherches sur la régénération chez les annélides. Bull. Sc. France Belg. 31. Bd. 1899.

Derselbe, Régénération caudale chez Polygordius neapolitanus. C. r. Acad. Sc. Paris. 175. Bd. 1922.

Miehe, H., Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns. Flora. 88. Bd. 1901.

Derselbe, Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Ber. Bot. Ges. 23. Bd. 1905.

Milojevic, B. D., Zur Frage über die Determination der Regenerate. Arch. f. Entw.-Mech. 103. Bd. 1924.

Milojevic, B. D. und B. Vlatokovic, Doubles pattes produites chez les tritons par régénération expérimentale. C. r. Soc. Biol. Paris. 94. Bd. 1926.

Minckert, W., Regeneration bei Comatuliden usw. Zool. Anz. 28. Bd. 1904 und Arch. f. Naturgesch. 71. Bd. 1905.

Mingazzini, P., Sulla rigenerazione nei Tunicati. Boll. Soc. Nat. Napoli. 5. Bd. 1891.

Minot, C. S., The problem of growth and death. New York and London 1908.

Derselbe, Moderne Probleme der Biologie. Jena 1913.

Mitsuda, Transplantation und Explantation von Lebergewebe. Virchows Archiv. 248. Bd. 1924.

Mönckeberg, J. G., Atrophie und Aplasie. Handb. Allg. Pathologie (Krehl-Marchand). 3. Bd. (I) 1915

Monti, Rina, Rigenerazione nelle Planarie marine. Mem. Ist. Lomb. Sc. 19. Bd. (Mailand) 1900.

Monti, Rina S. C., Studi sperimentali sulla rigenerazione nei Rabdocoeli marini. Rendiconti R. Instituto Lombardo. Ser. II, 33. Bd. 1900.

Monticelli, F. S., Autotomia delle Cucumaria Planci. Atti Acad. Lincei Rend. (5). 5. Bd. 1896.

Moore, A. R., Temperature coefficient for the process of regeneration in *Tubularia*. Arch. f. Entw.-Mech. 29. Bd. 1910.

Moore, E. L., Regeneration at various phases in the life-history of Spathidium spathula and Blepharisma undulans. Journ. Exp. Zool. 39. Bd. 1924.

Morgan, L. V., Incomplete regeneration in the absence of the brain in Leptoplana. Biol. Bull. 9. Bd. 1905.

Morgan, T. H., Half embryos and whole embryos from one of the first two blastomeres of the frog egg. Anatom. Anz. 10. Bd. 1895.

Derselbe, Exp. studies of the blastula and gastrula-stages of Echinus. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.

Derselbe, A study of metamerism. Quart. Journ. Micr. Sc. 37. Bd. 1895.

Derselbe, Regeneration in Allolobophora. Arch. f. Entw.-Mech. 5. Bd. 1897.

Derselbe, Regeneration in Planarians. Ebenda. 7. Bd. 1898.

Derselbe, Exp. studies of the regeneration of *Planaria maculata*. Arch. f. Entw.-Mech. 7. Bd. 1898.

Derselbe, A confirmation of Spallanzani's discovery of earth-worm regenerating a tail in place of head. Anat. Anz. 15. Bd. 1899.

Derselbe, Regeneration in the Hydromedusa Gonionemus. Americ. Nat. 38. Bd. 1899.

Derselbe, Regeneration in Teleosts. Arch. f. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.

Derselbe, Regeneration in Planarians. Arch. f. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.

Derselbe, Regeneration. New York. 1901.

Derselbe, Factors that determine regeneration in Antennularia. Biol. Bull. 2. Bd. 1901.

Derselbe, Regeneration in Tubularia. Arch. f. Entw.-Mech. 11. Bd. 1901.

Derselbe, Growth and regeneration in Planarians. Arch. f. Entw.-Mech. 13. Bd. 1901.

Derselbe, Regeneration of proportionate structures in Stentor. Biol. Bull. 2. Bd. 1901.

Derselbe, Regeneration in Teleosts. Arch. f. Entw.-Mech. 14. Bd. 1902.

Derselbe, Experimental studies of the internal factors of regeneration in the earth worm. Arch. f. Entw.-Mech. 14. Bd. 1902.

Derselbe, Regeneration of the leg of Amphiuma. Biol. Bull. 5. Bd. 1903.

Morgan, Th., Regeneration of heteromorphic tails in posterior pieces of Planaria. Journ. Exp. Zool. 1. Bd. 1904.

Derselbe, Notes on regeneration. Biol. Bull. 6. Bd. 1904.

Derselbe, Heteromorphosis in Planarians. Arch. f. Entw.-Mech. 17. Bd. 1904.

Derselbe, Polarity in Tubularia. Journ. Exp. Zool. 1. Bd. 1904.

Derselbe, Polarity considered as phenomenon of gradation of materials. Ebenda, 2. Bd. 1905.

Morgan, T. H., The physiology of regeneration. Journ. Exp. Zool. 3. Bd. 1906.

Derselbe, Hydranth formation and polarity in Tubularia. Ebenda. 3. Bd. 1906.

Derselbe, Regeneration (Deutsch übersetzt von M. Moszkowski) Leipzig 1907.

Derselbe, Further records concerning the physiology of regeneration in Tubularia. Biol. Bull. 14. Bd. 1908.

Derselbe, Experimental Zoology. (Deutsch). Leipzig 1909.

Derselbe, The dynamic factor in regeneration. Biol. Bull. 16. Bd. 1909.

Derselbe, Development of asymmetry in the fiddler crab. Amer. Nat. 57. Bd. 1923.

Derselbe, Artificial induction of symmetrical claws in male fiddler crabs. Amer. Nat. 58. Bd. 1924.

Derselbe, Development of asymmetry. Scientific Monthly. 18. Bd. 1924.

Morgan, T. H. u. A. C. Dimon, An examination of the problems of physiological polarity etc. in the earthworm. Journ. Exp. Zool. 1. Bd. 1904.

Derselbe u. N. M. Stevens, Experiments on polarity in Tubularia. Ebenda. 1. Bd. 1904.

Morgan, W. De and G. H. Drew, Restitution masses formed by the dissociation cells of the Hydroids Antennularia. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth. 10. Bd. 1914.

Morgulis, S., Regeneration in Lumbriculus. Journ. Exp. Zool. 4. Bd. 1907.

Derselbe, Regeneration in *Lumbriculus*. Americ. Nat. 42. Bd. u. Arch. f. Entw.-Mech. 28. Bd. 1908 u. 1909.

Derselbe, Regeneration in Podarke. Journ. Exp. Zool. 7. u. 10. Bd. 1909 u. 1911.

Derselbe, Regulation of the water contact in regeneration. Ebenda 1911.

Derselbe, Regeneration of isolated segments and small pieces of worms, Americ. Journ. Phys. 27. Bd. u. Arch. f. Entw.-Mech. 31 Bd. 1911.

Derselbe, Das Verhältnis des Nervensystems zur Regeneration, Arch. ges. Physiol. 143. Bd. 1912.

Morrill, C. V., Regeneration of certain structures in Fundulus heteroclitus. Biol. Bull. 12. Bd. 1907.

Derselbe, Regeneration after exarticulation in Diemyctylus. Journ. Exp. Zool. 25. Bd. 1918.

Derselbe, Symmetry reversal and mirror imaging in monstrous trout etc. Anatom. Record. 16. Bd. 1919.

Moszkowski, M., Ersatzreaktionen bei Actinien. Arch. f. Entw.-Mech. 24. Bd. 1907.

Mrazek, A., Eine neue polypharyngeale Planarienform aus Montenegro. Sitz.-Ber. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Prag 1904.

Mrazek, A., Geschl.-Verhältnisse u. Geschl.-Organ von Lumbriculus. Zool. Jahrb. (Anat.) 23. Bd. 1906.

Derselbe, Beiträge zur Naturgeschichte von Lumbriculus. Sitz.-Ber. Böhm. Akad. Wiss. Prag. 1913.

Müller, C., Regenerationsversuche an Lumbriculus u. Tubifex. Arch. f. Entw.-Mech. 26. Bd. 1908.

Müller, E., Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation bei Urodelen. Arch. f. mikr. Anat. 47. Bd. 1896.

Müller, Fr., Häckels biogenetisches Grundgesetz bei der Neubildung verlorener Glieder. Kosmos 8. Bd. 1880.

Müller, H. C., Doppelbildung u. Concrescenz bei Hydroiden. Zool. Anz. 42. Bd. 1913.

Derselbe, Regeneration der Gonophoren bei den Hydroiden etc. Arch. f. Entw.-Mech. 37. u. 38. Bd. 1913 u. 1914.

Müller, K., Das Regenerationsvermögen der Süßwasserschwämme. (Dissociation u. Reunion) Arch. f. Entw.-Mech. 32. Bd. 1911.

Derselbe, Reduktionserscheinungen bei Süßwasserschwämmen. Ebenda. 1911.

Müller, O. Fr., Von Würmern des süßen und salzigen Wassers. Kopenhagen 1771.

Müller, W., Normale u. pathologische Physiologie des Knochens. Leipzig 1924.

Murbach, L., Hydroids from Woods Holl. *Hypolitus peregrinus*. Quart. Journ. Micr. Sc. 42. Bd. 1899.

Nachtwey, R., Untersuchung über die Keimbahn, Organogenese und Anatomie von *Asplanchna*. Z. f. wiss. Zool. 126. Bd. 1925.

Nakano, H., Kallusbildung und Wundheilung bei Keimpflanzen. Ber. D. d. Bot. Ges. 42. Bd. 1924.

Nauck, E. Th., Beiträge zur Kenntnis des Skeletts der paarigen Gliedmaßen Morphol. Jahrb. 56. Bd. 1926.

Naville, A., Histogenèse et régénération du muscle chez les Anoures. Arch. Biol. 32. Bd. 1922.

Derselbe, Hisstogenèse et régénération chez les Batraciens anoures. (Cord. dors. et tég.) Arch. Biol. 34. Bd. 1924.

Neeff, F., Über Zellumlagerung, ein Beitrag zur experimentellen Anatomie. Zeitschr. f. Bot. 6. Bd. 1914.

Derselbe, Über polares Wachstum von Pflanzenzellen. Jahrb. wiss. Bot. 61. Bd. 1922.

Nemec, B., Studien über Regeneration. Berlin 1905.

Derselbe, Methoden zum Studium der Regeneration. Handb. Biolog. Arbeitsmethoden, Abt. XI, 2. 1924.

Neppi, V., Anomalien bei Medusen (Irene u. Tima). Arch. f. Entw.-Mech. 28. Bd. 1909.

Neumann, E., Über den Heilungsprozeß nach Muskelverletzungen. 4. Bd. 1868.

Newman, H. H., Exper. production of twins and double monsters in the larvae of the starfish *Patiria* etc. Journ. Exp. Zool. 33. Bd. 1921.

Nicholas, J. S., Regulation of posture in the fore limb of Amblystoma. Journ. Exp. Zool. 40. Bd. 1924.

Nitsche, H., Studien über Hirsche. Leipzig 1898.

Noll, F., Umkehrungsversuche an Bryopsis. Ber. D. Bot. Ges. 18. Bd. 1900.

Derselbe, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Z. Bl. 23. Bd. 1903.

Nonne, F., Einfluß des Nervensystems auf die Regeneration der Augen bei Pulmonaten. Arch. f. Entw.-Mech. 105. Bd. 1925.

Nusbaum, J., Regeneration bei Enchytraeiden. Poln. Arch. f. biol. u. med. Wiss. 1. Bd. 1901.

Derselbe, Regenerationen der Polychaeten (Amphiglaena, Nerine). Z. f. wiss. Zool. 79. Bd. 1905.

Derselbe, Zur Teratologie der Knochenfische. Arch. f. Entw.-Mech. 24. Bd. 1907.

Derselbe, Weitere Regenerationsstudien an Polychaeten. Z. f. wiss. Zool. 89. Bd. 1908.

Derselbe, Abhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem bei *Nereis*. Arch. f. Entw.-Mech. 25. Bd. 1908.

Nusbaum, J. und M. Oxner, Regeneration der Nemertinen. Arch. f. Entw.-Mech. 30. Bd., IV u. V. 32. Bd. 1910 u. 1911.

Dieselben, Bildung des Darmkanals durch Wanderzellen bei der Kopfregeneration der Nemertinen. Zool. Anz. 37. Bd. 1911.

Dieselben, Wirkung des Hungerns auf den Organismus der Nemertinen. Arch. f. Entw.-Mech. 34. Bd. 1912.

Dieselben, Embryonalentwicklung der Nemertinen. (Regeneration S. 182 bis 187). Z. f. wiss. Zool. 107. Bd. 1913.

Dieselben, Doppelbildungen bei Nemertinen. Arch. f. Entw.-Mech. 35. Bd. 1914.

Dieselben, Regeneration bei dem Seestern Echinaster sepositus. Zool. Anz. 46. Bd. 1915.

Nusbaum, J. u. M. Oxner, Contributions à l'étude de la regénération chez les Echnides. Bull. Inst. Océanoger. Monaco 1917.

Nusbaum, J. u. S. Sidoriak, Regeneration nach künstl. Verletzungen bei Forellenembryonen. Arch. f. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.

Nußbaum, M., Über spontane und künstliche Teilung von Infusorien. Verh. Nat. Ver. Rheinlande. 41. Bd. 1884.

Nußbaum, M., Die Teilbarkeit der lebenden Materie. Arch. f. mikr. Anat. 26. u. 29. Bd. 1886 u. 87.

Derselbe, Die Trembleyschen Umstülpungsversuche. Ebenda. 35. und 37. Bd. 1890 u. 91.

Derselbe, Hoden- und Brunstorgane des braunen Landfrosches. Arch. ges. Phys. 126 Bd. 1909.

Derselbe, Experimentelle Morphologie (Lehrbuch der Biologie). Leipzig 1909.

Nuzum, M. F. and H. W. Rand, Can the earth worm pharynx epithelium produce central nervous tissue. Biol. Bull. 47. Bd. 1924.

Ogawa, Ch., Regeneration of the lens in Diemyctilus. Journ. Exp. Zool. 33. Bd. 1921.

Okada, Y. K., Actinienregeneration aus abgeworfenen Tentakeln. Arch. f. Entw.-Mech. 108. Bd. 1926.

Derselbe, Regeneration bei Seeigeln. Ebenda. 108. Bd. 1926.

Oliver, J., Regulation of renal activity. Arch. Internat. Medicine. 34. Bd. 1924.

Olmsted, J. M. D., Regeneration of triangular pieces of Planaria maculata (Polarity). Journ. Exp, Zool. 25 Bd. 1918.

Derselbe, The nerve as a formative influenze in the development of taste buds. Journ. Comp. Neur. 31. Bd. 1920.

Derselbe, Nerve cutting in *Amiurus*. Journ. Exp. Zool. 21. Bd. 1920.

Derselbe, The rôle of the nervous system in the regeneration of polyclad Turbellaria. Journ. Exp. Zool. 36. Bd. 1922.

Derselbe, The rôle of the nervous system in the locomotion of certain marine polyclads. Journ. Exp. Zool. 36. Bd. 1922.

Oltmanns, F., Morphologie und Biologie der Algen. II. Aufl. 3. Bd. 1923.

Oppenheim, S., Autotomie und Regeneration bei Ephemeriden und Wasserspinnen. Inaug. Diss. Marburg 1913.

Ortmann, K., Äußere Regenerationsprozesse bei *Stylaria lacustris*. Lotos. Prag. 69. Bd. 1921.

Ost, J., Regeneration der Extremitäten bei den Arthropoden. Arch. f. Entw.-Mech. 22. Bd. 1906.

Otto, F., Das Regulationsvermögen der Süßwasserbryozoen. Arch. f. Entw.-Mech. 47. Bd. 1921.

Palla, E., Zellhautbildung an des Zellkerns beraubten Protoplasten. Flora. 73. Bd. 1890.

Derselbe, Zellhautbildung kernloser Plasmateile. Ber. D. Bot. Ges. 24. Bd. 1906.

Pallas, P. S., Spicilegia zoologica quibus novae imprimis et obscurae animalium speciosiconibus descriptionibus atque commentariis illustratur. Fasc. X. Berolini 1774.

Derselbe, Miscellanea zoologica. Lagd. Batav. 1778.

Paravicini, G., Rigenerazione della conchiglia d. Gasteropodi. Atti Soc. Ital. Sc. N. 38. Bd. Milano 1899.

Parker, G. H., Longitudinal fission in Metridium. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. 35. Bd. 1899.

Parona, C., L'autotomia e la rigenerazione delle appendici dorsali nella *Tethya leporina*. Zool. Anz. 14. Bd. Atti Univ. Genova 1891.

Derselbe, Dicotomia della braccia nei Cefalopodi. Atti Soc. Sc. Ligust. 1900.

Pavesi, P., Toradelfia di uno scorpione. Rendic. R. Inst. Lombardo d. Scienze. (2.) 14. Bd. 1881.

Pawlowsky, E. N., Hyperthyreoidismus u. Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. 99. Bd. 1923.

Payr, E., Physiologie u. Biologie in der Chirurgie. (Akad. Antrittsvorlesung). Leipzig 1912.

Derselbe, Wiederbildung von Gelenken, ihre Erscheinungsformen und Ursachen, funktionelle Anpassung — Regeneration. D. med. Wochenschr. 44. Bd. Nr. 30—32. 1918.

Peebles, F., Experimental studies on Hydra. Archiv f. Entw.-Mech. 5. Bd. 1897.

Dieselbe, Effect of temperature on the regeneration of Hydra. Zool. Bull. 2. Bd. 1899.

Dieselbe, Experiments in regeneration and grafting of Hydroza. Ebenda. 10. Bd. 1900.

Dieselbe, Regeneration and regulation in *Paramecium caudatum*. Biol. Bull. 23. Bd. 1912.

Pelseneer, P., Observations sur la régénération chez les Gastropodes et les Turbellariés Congrès Int. de Zool. IX, Monaco 1913.

Penard, E., Mérotomie sur quelques Difflugies. Rev. Suisse 8. Bd. und Faune rhizopodique du Léman. Genf 1902.

Penners, A., Doppelbildungen bei Tulifex rivulorum. Zool. Jahrb. (Allg. Zool.) 41. Bd. 1924.

Derselbe, Duplicitas cruciata u. organbildende Keimbezirke. Arch. f. Entw.-Mech. 102. Bd. 1924.

Perrier, E., Traité de Zoologie. Paris 1899.

Perroncito, A., Die Regeneration der Nerven. Beitr. z. path. Anat.. 42. Bd. 1907.

Peter, K., Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Berlin 1920.

Derselbe, Regenerationsfähigkeit und Verletzbarkeit. Biol. Zentr. Bl. 46. Bd. 1926.

Peters, L., Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei *Helianthus annuus* und *Polygonum cuspidatum*. Inaug.-Diss. Göttingen 1897.
Peters, N., Verhältnis der natürlichen zur künstlichen Teilung des *Ctenodrilus serratus*. Zool. Jahrb. (Phys.) 40. Bd. 1923.
Petersen, H., Bildung einer überzähligen Linse bei Rana temporaria. Arch. f. Entw. 47. Bd. 1920.
Derselbe, Entwicklungsmechanik des Auges. Ergebn. Anat. u. Entwickl.-Gesch. 24. u. 25. Bd. 1923/24.
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Leipzig 1897—1904.
Pflüger, E. W., Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Bonn 1877.
Derselbe, Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryos. Pflügers-Archiv allg. Phys. 31. u. 32. Bd. 1883.
Philippeaux, J. M., Régénération des membres chez l'Axolotl et la Salamandre. C. r. Acad. Paris 1867 u. 1876.
Philps, L. A., The effect of excisions on amoeba. Anat. Record. 31. Bd. 1925.
Piana, H. B., Ricerche sulla polidactilia etc. nei tritoni e sulla code supernumerarie nelle lacertile. Ric. Lab. Anat. norm. Roma. 6. Bd. 1894.
Piéron, H., L'autotomie volontaire des Décapodes. C. r. Soc. Biol. Paris. 63. Bd. 1907. — Autotomie protectrice et évasive. C. r. Acad. Sc. Paris. 144. Bd. 1907.
Pischinger, F., Über Bau und Regeneration des Assimilationsapparates von *Streptocarpus* und *Monophyllaea*. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Kl. 111. Bd., Abt. 1. 1902.
Plate, L., Bau und Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Zool. Jahrb. 5. Bd. 1892.
Derselbe, Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Jena 1922 u. 1924.
Plotnikow, W., Häutung bei Insekten. Z. f. wiss. Zool. 76. Bd. 1904.
Pochhammer, C., Die Entstehung parostaler Callusbildungen und die künstliche Calluserzeugung an Tieren und beim Menschen. Arch. klin. Chirurgie. 94. Bd. 1911.
Politzer, G., Die Doppelbildungen der Urodelen. Arch. f. Entw.-Mech. 108. Bd. 1926.
Politzer, G. und K. Steiner, Prosophthalmie und Encephaloschisis. Arch. f. Entw.-Mech. 107. Bd. 1926.
Poll, H., Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Freunde Berlin. 1909.
Ponfick, E. Experimentelle Beiträge zur Pathologie der Leber. Virchows Archiv. 118. Bd., 1887. 119. Bd., 1890. 138. Bd., Suppl. 1895.
Popoff, M., Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforsch. 1. Bd. 1908.
Popoff, M. u. A. Dimitrowa, Stimulation der Regenerationsprozesse bei *Hydra viridis*. Biologia generalis. 1. Bd. 1925.

Popoff, M. u. P. Petkoff, Beschleunigung der Wundregeneration an Planaria gonocephala. Zellstimulationsforschung. 1. Bd. 1924.
Portheim, L. v., Regeneration bei Pflanzen. Handb. Path. Norm. Physiol. 14. Bd. I 1926.
Poso, O., Rigenerazione degli aculei e pedicellarie negli Echini. Zool. Anz. 32. Bd. 1908.
Power, J., Frorieps Notizen aus Natur- und Heilkunde. 6. Bd. 1838.
Prantl, K., Regeneration des Vegetationspunktes an den Angiospermenwurzeln. Arb. Bot. Inst. Würzburg. 1. Bd. 1874.
Preßler, K., Normaler und inverser Situs viscerum et cordis bei Anurenlarven. Arch. f. Entw.-Mech. 32. Bd. 1911.
Prouho, H., Recherches sur le *Dorocydaris* etc. Arch. Zool. exp. gén. (2) 5. Bd. 1887.
Prowazek, S., Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Zentr.-Bl. 21. Bd. 1901.
Derselbe, Zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen. Arch. f. Prot. K. 3. Bd. 1904
Derselbe, Degenerative Hyperregeneration bei Protozoen. Ebenda. 3. Bd. 1904.
Derselbe, Einführung in die Physiologie der Einzelligen. Leipzig und Berlin 1910.
Derselbe, Studien zur Biologie der Protozoen. Arch. f. Prot.-K. 20. Bd. 1910.
Przibram, H., Regeneration bei den Crustaceen. Arb. Zool. Inst. Wien. 11. Bd. 1899.
Derselbe, Experimentelle Studien über Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. 11. Bd. 1901.
Derselbe, Einleitung in die Experimentelle Morphologie der Tiere. Leipzig u. Wien 1904.
Derselbe, Formregulation verletzter Kristalle. Zeitschr. f. Kristallographie. 39. Bd. 1904.
Derselbe, Kristall-Analogie zur Entwicklungsmechanik der Organismen. Arch. f. Entw.-Mech. 22. Bd. 1906.
Derselbe, Ersatz verlorener Teile als allg. Erscheinung in den drei Reichen der Natur. Umschau 1906.
Derselbe, Heterochelie bei Dekapoden. Arch. f. Entw.-Mech. 19. Bd. 1905.
Derselbe, Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration bei Sphodromantis. Arch. f. Entw.-Mech. 22. Bd. 1906.
Derselbe, Scheerenumkehr bei Dekapoden. Arch. f. Entw.-Mech. 25. Bd. 1907.
Derselbe, Experimentalzoologie I und II. Leipzig und Wien 1907 und 1909.

Przibram, H., Asymmetrie-Versuche als Schlüssel zum Bilateralitäts-Problem. Verh. 8. Internat. Zool. Kongr. Graz 1910.

Derselbe, Homoeosis bei Arthropoden. Arch. f. Entw.-Mech. 29. Bd. 1910.

Derselbe, Physiologie der Formbildung. Hb. Vgl. Physiol. (Winterstein) 3. Bd. II 1910—1914.

Derselbe, Wachstumsmessungen an Sphaeromantis (Beinregeneration). Arch. f. Entw.-Mech. 43. Bd. 1917.

Derselbe, Transitäre Scheerenformen der Winkerkrabbe (Hom. II). Arch. f. Entw.-Mech. 43. Bd. 1917.

Derselbe, Fühlerregeneration bei Sphodromantis (Hom. III). Arch. f. Entw.-Mech. 43. Bd. 1917.

Derselbe, Fangbeine als Regenerate (Hom. IV). Arch. f. Entw.-Mech. 45. Bd. 1919.

Derselbe, Fußglieder an Käferfühlern (Hom. V). Ebenda. 45. Bd. 1919.

Derselbe. Regeneration beim Hautflügler Cimbex (Hom. VI). Ebenda. 45. Bd. 1919.

Derselbe, Tierische Regeneration als Wachstumsbeschleunigung. Arch. f. Entw.-Mech. 45. Bd. 1919.

Derselbe, Regeneration bei Cimbex axillaris. Ebenda. 45. Bd. 1919.

Derselbe, Teratologie und Teratogenese. Vortr. und Aufsätze über Entw.-Mech. 25. 1920.

Derselbe, Die Bruch- und Dreifachbildung im Tierreich. Arch. f. Entw.-Mech. 48. Bd. 1921.

Derselbe, Methodik der Experimentalzoologie. Hb. Biol. Arbeitsmethoden. Abt. IX T. 1, 1921.

Derselbe, Regeneration und Transplantation bei Tieren. Handb. Path. Norm. Physiol. 14. Bd. I. 1926.

Puppe, A., Experimentell erzeugte Polydactylie und Bruchdreifachbildung bei Rana fusca. Arch. f. Entw.-Mech. 104. Bd. 1925.

Quincke, G., Capillaritätserscheinungen an der gemeinschaftlichen Oberfläche zweier Flüssigkeiten. Poggendorfs Annal. Phys. Chem. 139. Bd. 1870.

Derselbe, Über periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Annal. Phys. und Chemie N. F. 35. Bd. 1888.

Derselbe, Protoplasmabewegung und verwandte Erscheinungen. Tgbl. 62. Vers. D. Nat. u. Ärzte. Heidelberg 1889.

Derselbe, Unsichtbare Flüssigkeitsschichten und Oberflächenspannung usw. bei Niederschlagsmembranen, Zellen und Kolloiden. Annal. Phys. Chem. N. F. 7. Bd. 1902.

Rabes, O., Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mech. 13. Bd. 1902.

Raciborski, M., Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des Basidiobolus ranarum. Flora. 82. Bd. 1896.

Derselbe, Über Schrittwachstum der Zelle. Anzeiger Akad. der Wiss. Krakau. 1907.

Rand, H. W., Regeneration und Regulation in Hydra. Arch. f. Entw.-Mech. 8. und 9. Bd. 1899.

Derselbe, Woundreparation and polarity in tentacles of Actinians. Journ. Exp. Zool. 7. Bd. 1909 und Arch. f. Entw.-Mech. 41. Bd. 1915.

Derselbe, The Problem of organization. Science. 36. Bd. 1912.

Randolph, H., Regeneration of the tail in *Lumbricus*. Journ. of Morph. 7. Bd. 1892.

Dieselbe, Experiments on regeneration in Planarians. Arch. f. Entw.-Mech. 5. Bd. 1897.

Raßbach, R., Schale und Schalenregeneration bei Anodonta. Zeitschr. f. wiss. Zool. 103. Bd. 1912.

Rauber, A., Die Kristallregeneration mit Atlas. Leipzig 1895—1901.

Derselbe, Ontogenese als Regeneration betrachtet. Leipzig 1908 und 1909.

Rawin, W. u. R, Regeneration und Involution. Anat. Anz. 57. Bd. 1923.

Réaumur, R. A. de, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. t. VI, Paris 1742.

Redenz, E., Die Bedeutung der Resektionsform für die Regenerationsfähigkeit der Knochen. Arch. f. Entw.-Mech. 106. Bd. 1925,

Reed, M., Regeneration of the first leg of the crayfish. Arch. f. Entw.-Mech. 18. Bd. 1904.

Reiche, H., Auslösung von Zellteilungen durch Injektion von Gewebstoffen und Zelltrümmern. Zeitschr. f. Bot. 16. Bd. 1924.

Reichensperger, A., Histologie und Regenerationsverlauf bei Crinoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 101. Bd. 1912 und Arch. f. Entw.-Mech. 51. Bd. 1922.

Reisinger, E., Ein landbewohnender Archiannelide usw. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. 3. Bd. 1925.

Reuber, A., Experimentelle und analytische Untersuchungen über die organisatorische Regulation von Populus nigra. Arch. f. Entw.-Mech. 34. Bd. 1912.

Rhumbler, L., Aus dem Lückengebiet organischer und anorganischer Materie. Ergebn. Anat. Entw.-Gesch. 15. Bd. 1905.

Derselbe, Wachstum tierischer Körper. Handwb. d. Naturwiss. 10. Bd. 1915.

Derselbe, Methodik der Nachahmung von Lebensvorgängen durch physikalische Konstellatioueu. Handb. Biol. Arbeitsmethoden. Abt. V T. 3. 1921.

Ribbert, H., Kompensatorische Hypertrophie der Nieren. Virchows Archiv f. patholog. Anat. 88. Bd. 1882.

Derselbe, Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1894.

Derselbe, Zur Regeneration der Leber und Niere. Arch. f. Entw.-Mech. 18. Bd. 1904.

Derselbe, Über Neubildung der Talgdrüsen. Arch. f. Entw.-Mech. 18. Bd. 1904.

Richters, C., Regeneration bei *Linckia*. Z. f. wiss. Zool. 100. Bd. 1912.

Richters, F. (Krumbach), Tardigrada. Hb. Zool. 3. Bd. 1926.

Rievel, H., Regeneration des Vorder- und Enddarmes bei Anneliden. Z. f. wiss. Zool. 62. Bd. 1896.

Riggenbach, E., Beobachtungen über Selbstverstümmelung. Zool. Anzeiger. 24. Bd. 1901.

Derselbe, Die Selbstverstümmelung der Tiere. Ergebn. Anat. und Entw.-Gesch. 12. Bd. 1903.

Rimsky-Korsakow, M., Mundteilregeneration bei *Haploembia solieri*. Z. f. wiss. Insektenbiologie. 8. Bd. 1912.

Derselbe, Unters. über den Bau und die Regeneration der Extremitäten bei Embien. Trav. Soc. Imp. Nat. Petersburg. 42. Bd. 1913.

Robertson, T. B., On the normal rate of growth etc. Arch, f. Entw.-Mech. 25. u. 26. Bd. 1908. Biol. Z.-Bl. 30 u. 33. Bd. 1910 und 1913.

Rochs, K., Morphologie der kompensatorischen Leberhypertrophie. Virchow-Arch. 210. Bd. 1912.

Rohde, C., Über den Ablauf der Regenerationsvorgänge am Röhrenknochen. Arch. f. klin. Chir. 123. Bd. 1923.

Derselbe, Beiträge zur Frage der Metaplasie des Bindegewebes im Knochen. Arch. f. klin. Chir. 128. u. 129. Bd. 1924.

Romeis, B., Der Einfluß verschiedenartiger Ernährung auf die Regeneration der Kaulquappen. Arch. f. Entw.-Mech. 37. Bd. 1913.

Derselbe, Exper. Unters. über die Wirkung innersekretorischer Organe. I u. II. Ebenda 40. u. 41. Bd. 1914 u. 15.

Derselbe, Der Einfluß innersekretorischer Organe auf das Wachstum und auf die Entwicklung der Froschlarven. Naturwissensch. 8. Bd. 1920.

Derselbe, Versuche zur Isolierung des Schilddrüsenhormons. Arch. f. Entw.-Mech. 50. Bd. 1922.

Derselbe, Analyse der Wirkung der Schilddrüsenfütterung. Ebenda. 98., 101., 104. u. 105. Bd. 1923—25.

Rörig, A., Arbeiten über Cervidengeweihe, deren Wachstum und Beeinflussung durch Kastration. Arch. f. Entw.-Mech. 8., 10., 20., 23. u. 31. Bd. 1899—1910.

Rösel, A. J. von Rosenhof, Insekten-Belustigung. 3. Teil. Nürnberg 1755.

Rößle, R., Wachstum und Altern. Ergebn. Allg. Path. 18. u. 20. Bd. 1917 u. 1923.

Derselbe, Allgemeine Pathologie der Zelle und Gewebe in Aschoff, Pathol. Anat. 6. Aufl. 1923.

Roux, W., Über die Bestimmungen der Hauptrichtungen des Froschembryos. (Ges. Abb. Nr. 16). 1883.

Derselbe, Gesammelte Abhandl. Leipzig 1895.

Derselbe, Aufgaben der Entwicklungsmechanik. Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1894.

Derselbe, Programm und Forschungs-Methoden der Entw.-Mech. Leipzig 1897.

Derselbe, Über die Selbstregulation der Lebewesen. Arch. f. Entw.-Mech. 13. Bd. 1902.

Derselbe, Die Entwicklungsmechanik ein neuer Zweig der biologischen Wisssenschaft. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech. I. Leipzig 1905.

Derselbe, Die angeblich künstliche Erzeugung von Lebewesen. Umschau 1906.

Derselbe, Eine Methode der Selbstkopulation vom Tropfen. Z. f. biol. Technik. 1. Bd. 1908.

Rowley, H. T., Histological changes in *Hydra* during regeneration. American Nat. 36. Bd. 1902.

Rubin, R., Beziehungen des Nervensystems zur Regeneration bei den Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. 16. Bd. 1903.

Rubner, M., Das Wachstumsproblem usw. Arch. Hygiene. 66. Bd. 1908.

Derselbe, Kraft und Stoff im Haushalt der Natur. Leipzig 1909.

Rungius, H., Der Darmkanal des Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 98. Bd. 1911 und Korschelt, Bearbeitung einheimischer Tiere I, 1924.

Runnström, J., Entwicklungsmechanische Studien an Henricia und Solaster. Arch. f. Entw.-Mech. 46. Bd. 1920.

Derselbe, Zur experimentellen Analyse der Entwicklung von Antedon. Arch. f. Entw.-Mech. 105. Bd. 1925.

Rustia, C. P., Control of biaxial development of the reconstitution of pieces of Planaria. Journ. Exp. Zool. 42. Bd. 1925.

Ruttloff, C., Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mech. 25. Bd. 1908.

Sacerdotti, C. u. G. Frattin, Die heteroplastische Knochenbildung. Virchows Arch. Pathol. Anat. 168. Bd. 1902.

Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.

Derselbe, Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1893.

Sarasin, P. u. F., Knospenbildung bei Linckia multifora. Ergebn. Nat.-Forschung auf Ceylon 1888.

Sars, G. O., Researches on the structure and affinity of the genus *Brisinga*. Christiana 1875.

Schaper, A., Experimentelle Untersuchungen an Amphibienlarven. Arch. f. Entw.-Mech. 6. Bd. 1898.

Derselbe, Einfluß der Radiumstrahlen auf embryonale und regenerative Entwicklungsvorgänge. Anat. Anz. 25. Bd. 1904.

Derselbe, Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. 1. u. 2. Teil. Arch. f. Entw.-Mech. 14. u. 19. Bd. 1902 u. 1905.

Schapiro, J., Regeneration verschiedener Seesternarten. Arch. f. Entw.-Mech. 38. Bd. 1914.

Schaxel, J., Rückbildung und Wiederauffrischung tierischer Gewebe. Verh. D. Zool. Ges. 24. 1914.

Derselbe, Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Jena 1915.

Derselbe, Namen und Wesen des harmonisch-äquipotentiellen Systems. Biol. Z.-Bl. 36. Bd. 1916.

Derselbe, Auffassungen und Erscheinungen der Regeneration. Unters. über die Formbildung der Tiere. Berlin 1921.

Derselbe, Über die Natur der Formvorgänge in der tierischen Entwicklung. Arch. f. Entw.-Mech. 50. Bd. 1922.

Derselbe, Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie. Jena 1922.

Derselbe, Das Problem der Regeneration bei den Tieren und neue Versuche zu seiner Lösung. Riv. Biol. Roma. 4. Bd. 1922.

Schaxel, J. u. W. Adensamer, Exper. Verhinderung der Regeneration bei Phasmiden. Zool. Anz. 56. Bd. 1923.

Schepotieff, A., Der feinere Bau der Borsten bei Chaetopoden und Brachiopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 74. Bd. 1903.

Derselbe, Die Pterobranchier. Zool. Jahrb. (Anat.) 23 25. Bd. 1906–1908.

Schilling, E., Zur Physiologie der Verholzung und des Wundreizes. Jahrb. f. wiss. Bot. 62. Bd. 1923.

Schimkewitsch, W., Atavistischer Charakter der Linsenregeneration bei Amphibien. Anat. Anz. 21. Bd. 1902.

Schimkewitsch, W. u. V. Dogiel, Regeneration bei Pantopoden. Bull. Acad. Imp. Sc. Petersburg 1913.

Schlegel, M., Die Mißbildungen der Tiere. Erg. Allg. Pathologie. 19. Bd. 2. Abt. 1921.

Schleip, W. u. A. Penners, Duplicitas cruciata der Doppelbildungen von *Rana fusca*. Verh. Physic. Med. Ges. Würzburg. 50. Bd. 1925.

Dieselben, Weitere Untersuchungen über die Entstehung der Schultze-schen Doppelbildungen beim braunen Frosch. Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg. 51. Bd. 1926.

Schmähl, O., Die Neubildung des Peristoms bei der Teilung von *Bursaria truncatella*. Arch. f. Prot.-Kunde. 54. Bd. 1926.

Schmalhausen, J., Beeinflussung der Morphogenese der Extremitäten vom Axolotl durch verschiedene Faktoren. Arch. f. Entw.-Mech. 105. Bd. 1925.

Derselbe, Wachstum und Differenzierung. Arch. f. Entw.-Mech. 108. Bd. 1926.

Schmidt, M. B., Bewegungsapparat in Aschoffs Lehrbuch der pathol. Anatomie. 1923.

Schmidt, O., Die Spongien des Adriatischen Meeres. Leipzig 1862.

Schmidt, W. J., Über Regeneration bei Holothurien-Kalkkörpern. Z. f. Morph. u. Oekol. 2. Bd. 1924.

Derselbe, Die Bausteine des Tierkörpers in polarisiertem Licht. Bonn 1924.

Schmidt-Jensen, H. O., Homoeotic regeneration of the antennae in a Phasmid. Videnskap. Medd. Dansk Nat. Foren. 65. Bd. 1913 und Smithsonian Report for 1914 (1915).

Schmincke, A., Die Regeneration der quergestreiften Muskulatur bei den Wirbeltieren. Ichthyopsiden. Verh. Med. Phys. Würzburg. 39 Bd. 1907. — Sauropsiden. Beitr. Path. Anat. 43. Bd. 1908. — Säugetiere. 45. Bd. 1909.

Derselbe, Methoden zum Studium des Wachstums bei der Regeneration. Abderhaldens Hb. biolog. Arbeitsmethoden. Abt. VIII, Teil. I, Heft 3. 1921.

Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. Nat. Ges. Halle 1879.

Schnabel, H., Die Embryonalentwicklung der Radula bei den Gastropoden. Z. f. wiss. Zool. 74. Bd. 1903.

Schotté, O., Le grand sympathique, élément essentiel de l'influence du système nerveux sur la régénération des pattes de Tritons. C. r. Soc. Genève. 39. Bd. 1922.

Derselbe, La régénération est-elle liée à l'innervation matrice ou à l'innervation sensible? C. r. Soc. Genève. 39. Bd. 1922.

Derselbe, Système nerveux et régénération chez le Triton. Rev. Suisse de Zool. 33. Bd. 1926.

Schrön, O. v., Biologia minerale. Rivista Filosof. Scienz. Aff. 5. Bd. 1901.

Schuberg, A., Zur Kenntniß der *Stentor coeruleus*. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.). 4. Bd. 1891.

Schultz, E., Aus dem Gebiete der Regeneration (Polychaeten). Z. f. wiss. Zool. 66. Bd. 1899. (Turbellarien). 72. Bd. 1902.

Derselbe, Verhältnis der Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung. Biol. Z. Bl. 22. Bd. 1902.

Derselbe, Regeneration von Phoronis und Actinotrocha. Z. f. wiss. Zool. 75. Bd. 1903.

Schultz, E., Über Regenerationsweisen. Biol. Z. Bl. 24. Bd. 1904.
Derselbe, Atavistische Regeneration beim Flußkrebs. Arch. f. Ent.-Mech. 20. Bd. 1906.
Derselbe, Über Reduktionen (Hungern von Hydra). Arch. f. Ent.-Mech. 21. Bd. 1906.
Derselbe, Reduktion u. Regeneration des Kiemenkorbes bei *Clavelina*. Arch. f. Entw.-Mech. 24. Bd. 1907.
Derselbe, Umkehrbare Entwicklungsprozesse. Vorträge über Entwicklungsmechanik (Roux) 4. 1908.
Derselbe, Regeneration und Übung (Amphiglaena). Arch. f. Entw.-Mech. 32. Bd. 1911.
Derselbe, Periodizität und Reize bei Entwicklungserscheinungen. Vortr. u. Aufsätze Entw.-Mech. 14. 1912.
Derselbe, Die Hyle des Lebens. Arch. f. Entw.-Mech. 41. Bd. 1915.
Derselbe u. A. Singol, Beobachtungen und Experimente über Anabiose. Biol. Z. Bl. 34. Bd. 1914.
Schultz, W., Schwarzfärbung weißer Haare durch Rasur und die Entwicklungsmechanik der Farben von Haaren und Federn. Arch. f. Entw.-Mech. 41 u. 42 Bd. 1915 u. 16.
Schultze, L., Die Regeneration des Ganglions von *Ciona intestinalis* und über das Verhältnis der Regeneration und Knospung zur Keimblätterlehre. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 33. 1899.
Schultze, O., Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1894.
Derselbe, Über die Bedeutung der Schwerkraft für die organische Gestaltung, sowie über die mit Hilfe der Schwerkraft mögliche künstliche Erzeugung von Doppelbildungen. Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg. 28. Bd. 1894.
Schulze, P., Die Bedeutung der interstitiellen Zellen für die Lebensvorgänge bei Hydra. Sitz.-Ber. Ges. nat. Fr. Jahrg. 1918. Berlin 1919.
Schwalbe. E., Morphologie der Mißbildungen des Menschen u. der Tiere 1. u. 2 Teil. Jena 1906 u. 1907.
Sciacchitano, J., Rigenerazione della furca nell' Artemia salina. Rivista Sc. Nat. Natura. 14. Bd. 1923.
Derselbe, Die Regenerationsfähigkeit der Ceriodaphnia pulchella. Zool. Anzeiger. 62. Bd. 1925.
Secerov, S., Die Zweckmäßigkeit des Lebens und die Regulation der Organismen. Biol. Z. Bl. 33. Bd. 1913.
Derselbe, Zwei-, Drei- und Mehrfachbildung der Schneckenfühler. Arch. f. Entw.-Mech. 40. Bd. 1914.
Sekera, E., Beiträge zu den Doppelbildungen bei Turbellarien. Sitz.-Ber. kgl. Böhm. Ges. Wiss. Prag. 1906 u. 1911.

Sellheim, H., Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Kastration und sekundäre Geschlechtscharaktere. Hegars Beitr. zur Geburtshilfe u. Gynaekologie. 1., 2. u. 5. Bd. 1898—1901.

Sembrat, K., Recherches expérimentales sur les facteurs provocants la métamorphose de l'intestin chez les têtards des anoures. C. r. Soc. Biol. 90. Bd. 1924.

Semper, C., Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 3. Bd. 1876.

Simoes-Raposo, L. R., Régénération du système nerveux caudal chez les Urodèles adultes. C. r. Assoc. Anat. Lyon. 18. Bd. 1923.

Derselbe, La formation, la croissance et la régénération de la moelle caudale chez les Pleurodèles. C. r. Soc. Biol. 90. Bd. 1924.

Simon, S., Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot. 40. Bd. 1904.

Derselbe, Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen. Jahrb. wiss. Bot. 45. Bd. 1908.

Derselbe, Die Beziehungen zwischen Stoffstauung und Neubildungsvorgängen in isolierten Blättern. Zeitschr. f. Bot. 12. Bd. 1920.

Simroth, H., Anatomie und Schizogonie der *Ophiactis virens*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 27. u. 28. Bd. 1876 u. 1877.

Derselbe, Unsere Schnecken. Leipzig 1890.

Derselbe (H. Hoffmann), Mollusca (Gastropoda). Bronns Class. u. Ordn. des Tierreichs. 3. Bd. 1908—1926.

Sivickis, F. B., Physiology of reconstitution in Planaria. Biol. Bull. 44. Bd. 1923.

Derselbe, Regeneration in the Philippine Planaria. Anat. Rec. 26. Bd. 1923.

Slotopolsky, B., Verstümmelungs- u. Regenerationsvorgänge am Lacertilierschwanz. Zool. Jahrb. (Anat.). 43. Bd. 1922.

Derselbe, Weitere Untersuchungen über die Selbstverstümmelung der Eidechsen. Arch. Pflügers f. ges. Physiol. 194. Bd. 1922.

Smith, G., Rhizocephala. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. 29. Bd. 1906.

Derselbe, Studies in the experimental analysis of sex. Quart. Journ. Micr. Sc. 54—56. Bd. 1910/11.

Sokoloff, B., Régénération des Protozoaires. Lab. Biol. Lesg. Petr. 13. Bd. 1912.

Derselbe, Regeneration als Grundproblem der gegenwärtigen Biologie. Bull. Inst. Sc. St. Petersburg. 4. Bd. 1921.

Derselbe, Hunger and regeneration. Journ. Royal Mikr. Soc. London 1923.

Derselbe, Das Regenerationsproblem der Protozoen. Arch. f. Prot. K. 47. Bd. 1924.

Spallanzani, L., Prodromo di un opera sopra la riproduzioni amimali. Modena 1768 (Math. physikal. Abhandl. Leipzig 1769).
Spek, J, Zusammensetzung und Entwicklung der Radula. Z. f. wiss. Zool. 118. Bd. 1921.
Spemann, H., Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen. Sitz.-Ber. Phys. Med. Ges. Würzburg 1900.
Derselbe, Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei. Arch. f. Entw.-Mech. 12., 15. und 16. Bd, 1901—1903.
Derselbe, Exper. erzeugte Doppelbildungen. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904.
Derselbe, Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryos. Arch. f. Entw.-Mech. 43. Bd. 1918.
Derselbe, Vererbung und Entwicklungsmechanik. Naturwissensch. 12. Bd. 1924.
Spemann, H. und G. Rund, Entwicklung isolierter Gastrulahälften von *Triton*. Arch. f. Entw.-Mech. 52. Bd. 1922.
Spemann, H. und H. Falkenberg, Asymmetrische Entwicklung und Situs inversus bei Zwillingen und Doppelbildungen. Arch. f. Entw.-Mech. 45. Bd. 1919.
Spencer, H., Die Prinzipien der Biologie (Übers. 1. Bd. S. 193) Stuttgart 1876.
Spengel, J. W., Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. Z. f. wiss. Zool. 34. Bd. 1880.
Derselbe, Die Enteropneusten. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. 1893.
Steele, M. J., Regeneration in compound eyes of Crustacea. Journ. Exp. Zool. 5. Bd. 1907.
Stein, Fr., Der Organismus der Infusionstiere. Hypotriche 1859, Heterotriche. Leipzig 1867.
Steinach, E., Verjüngung durch experimentelle Neubelebung der alternden Pubertätsdrüse. Arch. f. Entw.-Mech. 46. Bd. 1920.
Steinlin, M., Einfluß des Schilddrüsenverlustes auf die Heilung von Knochenbrüchen. Arch. f. klin. Chir. 60. Bd. 1900.
Steinmann, P., Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen. Arch. f. Entw.-Mech. 25. Bd. 1908.
Derselbe, Der Einfluß des Ganzen auf die Regeneration der Teile. Festschr. f. R. Hertwig. 3. Bd. 1910.
Derselbe, Zur Polypharyngie der Planarien. Zool. Anz. 35. Bd 1910.
Derselbe, Tricladen in Bronns Class. und Ordn. 4. Bd. 1 c, 1912—1917.
Derselbe, Heteromorphose und Hyperplasie. Festschrift f. Zschokke. Basel 1920.
Derselbe, Ideengehalt und Erkenntniskritik der experimentellen Morphologie. Verh. Schweiz. Nat. Ges. Aarau 1925.

Steinmann, P., Das Verhalten der Zellen und Gewebe im regenerierenden Tricladenkörper. Verh. Nat. Ges. Basel. 36. Bd. 1925.

Steinmann und E. Bresslau, Die Strudelwürmer. Leipzig 1913.

Stempell, W. und A. Koch, Elemente der Tierphysiologie. Jena 1923.

Steuer, A., Eine neue Euglenoide (*Eutreptia*) aus dem Canale grande von Triest. Arch. f. Prot.-K. 3. Bd. 1904.

Stevens, N. M., Regeneration in *Planaria lugubris*. Arch. f. Entw.-Mech. 13. Bd. 1902.

Dieselbe, Regeneration in *Antennularia*. Arch. f. Entw.-Mech. 15. Bd. 1903.

Dieselbe, Notes on regeneration in Stentor. Arch. f. Entw.-Mech. 16. Bd. 1903.

Dieselbe, Further studies on the Ciliate Infusoria *Lienophora* and *Boveria*. Arch. f. Prot.-K. 3. Bd. 1904.

Dieselbe, A histological study of regeneration in Planaria. Arch. f. Entw.-Mech. 24. Bd. 1907.

Dieselbe, Regeneration in *Planaria simplicissima* and *Planaria morgani*. Arch. f. Entw.-Mech. 27. Bd. 1909.

Dieselbe, Regeneration in Antennularia. Arch. f. Entw.-Mech. 15. und 30. Bd. 1902 und 1910.

Stingl, G., Regenerative Neubildungen an isolierten Blättern phanerogamer Pflanzen. Flora 99. Bd. 1909.

Stockard, R. C., Studies on tissue growth (Rate of regeneration in Cassiopea). Carnegie Inst. Washington 1908. Arch. f. Entw.-Mech. 28. Bd. 1909.

Derselbe, Studies on tissue growth (Rate of regeneration etc.). Journ. Exp. Zool. 6. Bd. 1909. Arch. f. Entw.-Mech. 29. Bd. 1910.

Derselbe, Experimental production of various eye abnormalities etc. Arch. f. Vgl. Ophthalmologie. 1. Bd. 1911.

Stole, A., Über kernlose Individuen und kernlose Teilstücke von *Amoeba proteus*. Arch. f. Entw.-Mech. 29. Bd. 1910.

Stolte, H. A., Exper. Unters. über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naiden. Zool. Jahrb. (Phys.). 39. Bd. 1922.

Stone, L. S., Experiments on the development of the cranial ganglia and the lateral line sense organs in Amblystoma. Journ. Exp. Zool. 35. Bd. 1922.

Stoppenbrink, F., Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histolog. Bau der Tricladen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 79. Bd. 1905.

Strasburger, E., Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

Strassen, O. zur, Embryonalentwicklung der *Ascaris megalocephala*. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.

Derselbe, Riesenbildung bei *Ascaris*-Eiern. Ebenda. 7. Bd. 1898.

Studer, Th., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd. 1878.

Sumner, F. B. and H. H. Collins, Autotomy of the tail in rodents. Biol. Bull. 34. Bd. 1918.

Swett, F. H., Situs inversus viscerum in double trout. Anatom. Record. 22. Bd. 1921.

Derselbe, Regeneration after amputation of abnormal limbs in Amblystoma. Anat. Rec. Vol. 27. 1924.

Derselbe, On the production of double limbs in amphibians. Journ. Exp. Zool. 44. Bd. 1926.

Szüts, A. v., Zur Kenntnis der Abhängigkeit der Regeneration vom Zentralnervensystem. Arch. f. Entw.-Mech. 38. Bd. 1914.

Tandler, J. u. S. Groß, Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin 1913.

Tannreuther, G. W., Partial and complete duplicity in chick embryos. Anatom. Record. 16. Bd. 1919.

Taylor, Ch., Removal of the micronucleus in Euplotes. Anat. Rec. 26. Bd. 1923.

Taylor, Ch. and W. P. Farber, Fatal effects of the removal of the micronucleus in *Euplotes*. Univ. Calif. Publ. Zool. 26. Bd. 1924.

Techow, G., Schalenregeneration bei Gastropoden und Regeneration des Weichkörpers. Arch. f. Entw.-Mech. 31. Bd. 1911.

Thacher, H. F., Regeneration of the pharynx in Planaria. Am. Nat. 36. Bd. 1902.

Thomson, A. L., Regeneration of the fore-limb in various genera of Mantidae. Arch. f. Entw.-Mech. 50. Bd. 1922.

Thor, Sig., *Eylais semipons* aus Brackwasser des Ryckflusses bei Greifswald nebst Bemerkungen über Variabilität und Mißbildungen bei den Acarina. Zool. Anz. 68. Bd. 1926.

Tiedemann, F., Einige seltene Tiermißgeburten. D. Arch. f. Physiol. 5. Bd. 1819.

Tirala, L. G., Regeneration und Transplantation bei Criodrilus. Arch. f. Entw.-Mech. 35. Bd. 1913.

Tison, Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotyles. Thèse. Caen 1900.

Tobler, F., Regeneration und Polarität bei Polysiphoneen und anderen Algen. Jahrb. f. wiss. Bot. 42. Bd. 1906.

Tornier, G., Hyperdactylie, Regeneration u. Vererbung. Arch. f. Entw.-Mech. 3. u. 4. Bd. 1896/97.

Derselbe, Dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmaßen bei Molchen. Zool. Anzeiger. 20. Bd. 1897. (Hyperdactylie u. Hyperpedie. Ebenda).

Tornier, G., Erzeugung von Spaltfingern. Entstehung der Poly- u. Syndactylie. Sitz.-Ber. Nat. Fr. Berlin 1897.

Derselbe, Polymelie beim Frosch u. ihre Entstehung. Zool. Anzeiger. 21. Bd. 1898.

Derselbe, Körpermißbildungen (Hyperantennie, Hypermelie). Arch. f. Entw.-Mech. 9. Bd. 1899.

Derselbe, Amphibiengabelschwänze u. einige Grundgesetze der Regeneration. Zool. Anz. 23. Bd. 1900.

Derselbe, Natürliche und experiment. Entstehung von überzähligen und Zwillingsbildungen. Zool. Anz. 24. Bd. 1901. — Verh. Internat. Kongr. Berlin 1901.

Derselbe, Bein- und Fühlerregeneration bei Käfern. Zool. Anz. 24. Bd. 1901.

Derselbe, Vorderfußhyperdactylie bei Cervus-Arten. Morphol. Jahrb. 31. Bd. 1903.

Derselbe, Überzählige Hintergliedmaßen der Knoblauch-Kröte. Arch. f. Entw.-Mech. 20. Bd. 1906.

Derselbe, Der Kampf der Gewebe im Regenerat. Arch. f. Entw.-Mech. 22. Bd. 1906.

Derselbe, Experimentell erzielte Kopf- u. Hinterleibsvermehrungen beim Axolotl. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr. Berlin 1907.

Derselbe, Experimentelles Hervorrufen und Naturentstehen von Mopsköpfen Zyklopen und anderen vorgeburtlichen Kopfverbildungen bei Wirbeltieren. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr. Berlin 1908.

Torraca, L., L'influenza dei raggi ultravioletti sulla rigenerazione dell' apparato pigmentario della cute dei Tritoni. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 31. Bd. 1914.

Derselbe, Rigenerazione delle cellule pigmentate cutanee. Arch. f. Entw.-Mech. 40. Bd. 1914.

Torrey, H. B., Monogenesis in Metridium. Proc. California Ac. of. Sc. Zool. 1. Bd. 1898.

Derselbe, Habits and reactions of Sagartia. Biol. Bull. 6. Bd. 1904.

Derselbe, Budding and fission in heteromorphic pieces and the control of polarity. Biol. Bull. 19. Bd. 1910.

Derselbe, Biol. Studies on Corymorpha (Hydranth. Reg., Geotropismus) Univ. of Californ. Publ. in Zool. 6. Bd. 1910.

Derselbe, Oxygen and polarity in Tubularia. Ebenda. 9. Bd. 1912.

Derselbe, Trials and Tropisms. Science. 37. Bd. 1913.

Torrey, H. B. u. L. Martin, Effect of light upon the growth and differentition of *Obelia*. 7. Internat. Zool. Congress Boston 1910.

Townsend, C. O., Über den Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Jahrb. wiss. Bot. 30. Bd. 1897.

Trembley, A., Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'ean douce. Leiden 1774.

Ubisch, L. v., Einfluß von Gleichgewichtsstörungen auf die Regenerationsgeschwindigkeit. Arch. f. Entw.-Mech. 41. Bd. 1915.

Derselbe, Aktivierung regenerativer Potenzen. Arch. f. Entw.-Mech. 51. Bd. 1922.

Derselbe, Das Differenzierungsgefälle des Amphibienkörpers u. seine Auswirkungen. Arch. f. Entw.-Mech. 52. Bd. 1923.

Derselbe, Über den Einfluß der Temperatur auf die Bildung der Linse bei Rana. Zeitschr. f. wiss. Zool. 123. Bd. 1924.

Derselbe, Unabhängige Linsenbildung bei Rana. Arch. f. Entw.-Mech. 106. Bd. 1925.

Derselbe, Beobachtungen über Bau, Funktion, Entwicklung u. Regeneration der Reuse des Weibchens von *Stephanoceros*. Z. f. wiss. Zool. 127. Bd. 1926.

Uhlenhuth, E., Influence of thymus feeding upon development, metamorphosis and growth. Journ. Exp. Zool. 25. Bd. 1918. Journ. of. Gen. Physiology. 1. Bd. 1918 u. 19.

Derselbe, Nature of the retarding influence of the thymus upon Amphibian-metamorphosis. Ebenda. 1919.

Derselbe, Function of thymus gland. Meeting Assoc. Stud. Internal Secretions. 1919.

Derselbe, Relation between thyreoid gland, metamorphosis and growth. Journ. Gen. Physiol. 1. Bd. 1919.

Derselbe, Linsenregeneration bei Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. 45. u. 46. Bd. 1919 u. 1920.

Derselbe, Functional stimulus factors in producing and preserving morphological structure. — Experimental production of gigantism by the hypophysis. Journ. Gen. Physiol. 3. Bd. 1921.

Derselbe, Influence of feeding hypophysis on the rate of growth etc. Journ. Exp. Zool. 37. Bd. 1923.

Ungerer, E., Die Regulation der Pflanzen. Vortr. u. Aufs. Entwickl.-Mech. (Roux) 22, 1919.

Unna, P., Bau und Entwicklung der menschlichen Oberhaut usw. Arch. f. mikr. Anat. 12. Bd. 1876.

Urban, F., Zur Biologie und Cytologie der Kalkschwämme. Int. Rev. Hydrobiol. 3. Bd. 1910.

Valle, P. della, Doppia rigenerazione inversa nella fratture delle zampe di Triton. Boll. Soc. Nat. Napoli. 25. Bd. 1913.

Vandel, A., La régénération des glandes génitales chez les Planaires. C. r. Acad. Sc. 167. Bd. Paris 1921.

Derselbe, Recherches expérimentales sur les modes de reproduction des Planaires triclades. Bull. biol. France et Belg. 55. Bd. Paris 1921.

Vejdovsky, F, System und Morphologie der Oligchaeten. Prag 1884.

Vejdovsky, F., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1886 bis 1892.
Vejnarova, E., Beschleunigung der Regeneration durch Verminderung der Oberflächenspannung des Mediums. Arch. f. Entw.-Mech. 101. Bd. 1924.
Verhoeff, C., Die Diplopoden. Leipzig. — Myriapoden in Bronns Class. u. Ordn. 5. Bd. 2. Abt. Leipzig 1902—1918.
Verworn, M., Biol. Protistenstudien. Z. f. wiss. Zool. 46. Bd. 1888.
Derselbe, Psychophysische Protistenstudien. Jena 1890.
Derselbe, Die physiol. Bedeutung des Zellkerns. Pfl. Arch. ges. Phys. 51. Bd. 1892.
Derselbe, Die Bewegung der lebenden Substanz. Jena 1892.
Villepoix, M. de, Formation et accroissement de la coquille des Mollusques. Journ. Anat. Phys. 28. Bd. 1892.
Vlatokovic, B., Verdoppelte Extremitäten bei Tritonen (siehe Milojevic).
Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich. Leipzig 1878.
Derselbe, Über die Regeneration der Marchantien. Jahrb. f. wiss. Bot. 16. Bd. 1884.
Derselbe, Über die Bildung der Knollen. Bibl. botania. 4. Bd. 1887.
Derselbe, Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. 34. Bd. 1900.
Derselbe, Regeneration der Araucaria excelsa. Jahrb. wiss. Bot. 40. Bd. 1904.
Derselbe, Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Bot. Zeitung. 64. Bd. 1906.
Derselbe, Untersuchungen zur exper. Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers I u. II. Tübingen 1908 u. 1918.
Vogel, R., Über Wachstum und Aufzehren metallischer Kristalle in Konglomeraten. Naturwiss. 12. Bd. 1924.
Voigt, W., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Turbellarien. Biol. Zentr.-Bl. 14. Bd. 1894.
Derselbe, Künstlich hervorgerufene Neubildung von Körperteilen bei Strudelwürmern. Sitz.-Ber. Niederrhein Ges. Nat. 1899.
Volante, F., Contributo alla conoscenza della superrigenerazione nei Rettili. Mon. Zool. Ital. 34. Bd. 1923/24.
Volkmann, R., Regeneration des quergestreiften Muskelgewebes beim Menschen und Säugetier. Beitr. Path. Anat. 12. Bd. 1893.
Vollmer, E., Regeneration von Hautdrüsen bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. 42. Bd. 1893.

Wachs, H., Neue Versuche zur Wolffschen Linsenregeneration. Arch. f. Entw.-Mech. 39. Bd. 1914.
Derselbe, Zur Entwicklungsphysiologie des Auges usw. Naturwissenschaften. 7. Bd. 1919.

Wachs, H., Restitution dee Auges nach Exstirpation von Retina u. Linse. Arch. f. Entw.-Mech. 46. Bd. 1920.

Wagner, F. v., Über daß Verhältniß von Ontogenie und Regeneration. Biol. Z. Bl. 13. Bd. 1893.

Derselbe, Reparationsprozesse bei *Lumbrieulus variegatus*. Zool. Jahrb. (Anat.). 13. Bd. 1900; 22. Bd. 1905.

Wagner, W., Régénération des organes perdus chez les Araignés. Bull. Soc. Nat. Moskau. (2) 1. Bd. 1887. — Ann. Sc. nat. (7) 6. Bd. Paris 1888.

Wallengren, H., Neubildungs- u. Resorptionsprozesse bei der Teilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb. (Anat.). 15. Bd. 1901.

Walter, F. K., Einfluß der Schilddrüse auf die Regeneration der peripheren markhaltigen Nerven. D. Zeitschr. f. Nervenheilk. 38. und 39. Bd. 1909 u. 1910.

Derselbe, Schilddrüse und Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. 31. Bd. 1911.

Derselbe, Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration der Tritonextremitäten. Arch. f. Entw.-Mech. 33. Bd. 1912.

Weber, A., Modifications expérimentales de la croissance des membres chez *Rana fusca*. C. r. Soc. Biol. 93. Bd. 1925.

Weber, F., Theorie der Meristembildung. Naturwissensch. 12. Bd. 1924.

Weber, M., Die Säugetiere. Jena 1909.

Wege, W., Morphologische und experimentelle Studien an *Asellus aquaticus*. Zool. Jahrb. (Phys.) 30. Bd. 1911.

Weir, J. R., Untersuchungen über die Gattung Coprinus. Flora. 103. Bd. 1911.

Weismann, A., Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.

Derselbe, Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration. Anatom. Anz. 15. Bd. 1899.

Derselbe, Vorträge zur Descendenztheorie. 2. Bd. Jena 1902.

Weiß, P., Regeneration der Extremitäten bei den Urodelen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. 1922.

Derselbe, Entwicklungs-Mechanik, Regeneration, Transplantation. Jahr.-Ber. Physiologie 1922.

Derselbe, Regeneration der Urodelenextremitäten als Selbstdifferenzierung des Organrestes. Naturwiss. 11. Bd. 1923.

Derselbe, Regeneration an transplantierten Extremitäten entwickelter Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. 100. u. 102. Bd. 1923 u. 24.

Derselbe, Abhängigkeit der Regeneration entwickelter Amphibienextremitäten vom Nervensystem. Arch. f. Entw.-Mech. 104. Bd. 1925.

Derselbe, Unabhängigkeit der Extremitäteuregeneration vom Skelett bei Triton. Ebenda. 104. Bd. 1925.

Weiß, P., Die zeitliche Regeneration der Urodelenextremität. Ebenda. 104. Bd. 1925.

Derselbe, Ganzregeneration aus halbem Extremitätenquerschnitt. Arch. f. Entw.-Mech. 107. Bd. 1926.

Weissfeiler, J., Régénération du nerf optique et du chiasme chez le Triton. C. r. Soc. Biol. 92. Bd. 1925.

Welch, P. S., Bifurcation in the embryos of Tubifex. Biol. Bull. 41. Bd. 1921.

Weltner, W., Der Bau des Süßwasserschwammes. Blätter f. Aquar.-Terrar. Freunde. 7. Bd. 1896.

Derselbe, Spongillenstudien II u. V. Arch. f. Naturgesch. 1893 und 1907.

Wendelstadt, Regeneration an Knochen und Knorpel. Arch. f. mikr. Anat. 57. u. 63. Bd. 1901 u. 1904.

Werber, E. J., Regeneration der Kiefer bei der Eidechse. Arch. f. Entw.-Mech. 19. Bd. 1905.

Derselbe, Regeneration der Kiefer bei Amphibien und Reptilen. Arch. f. Entw.-Mech. 22. Bd. 1906.

Derselbe, Regeneration der exstirpierten Fühler, Augen und Flügel beim Mehlkäfer. Arch. f. Entw.-Mech. 19. u. 25. Bd. 1905 u. 1907.

Derselbe, On the blastolytic origin of the independent lenses etc. Journ. Exper. Zool. 21. Bd. 1916.

Derselbe, Experimental studies on the origin of monsters. Journ. Exp. Zool. 21. und 24. Bd. 1916—18.

Derselbe, Critical notes on the present status of the lensproblem. Biol. Bull. 34. Bd. 1918.

Werber, E. J. und W. Goldschmidt, Regeneration des Schnabels bei der Hausgans und Hausente. Arch. f. Entw.-Mech. 28. Bd. 1909.

Werner, F., Schuppenbekleidung des regenerierten Eidechsenschwanzes. Sitz.-Ber. Math.-Nat. Kl. Ak. Wiss. Wien. 105. Bd. 1896.

Derselbe, Reptilien und Batrachier von Kolumbien und Trinidad. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. 49. und 50. Bd. 1899 und 1900.

Wessel, E., Experimentell erzeugte Duplicitas cruciata bei Triton. Arch. f. Entw.-Mech. 107. Bd, 1926.

Wetzel, G., Über die Bedeutung der zirkulären Furche in der Entwicklung der Schultzeschen Doppelbildungen von *Rana fusca*. Arch. f. mikr. Anat. 46. Bd. 1895.

Wheeler, W. M., An antenniform extra appendage in *Dilophus tibialis* Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.

White, Ch. P., Regeneration of the lizards tail. Journ. Publ. Bact. Edinbourgh. 28. Bd. 1925.

Wilhelmi, H., Exper. Untersuchungen über Situs inversus viscerum. Arch. f. Entw.-Mech. 48. Bd. 1921.

Wilhelmi, J., Zur Regeneratiou und Polypharyngie der Tricladen. Zool. Anz. 32. Bd. 1909.

Will, L., Der Einfluß des Hungers auf die Hydroiden und seine kausale Beziehung zum Polymorphismus. Sitz.-Ber. Nat. Ges. Rostock. 5. Bd. 1913.

Willey, A., Enteropneusta from the South Pacific. Zool. Results on material New Britain. Cambridge 1899.

Willich, C. Th., Experimentelles über Knochenregeneration und Pseudarthosenbildung. Arch. f. klin. Chir. 129. Bd. 1924.

Wilson, E. B., Amphioxus and the mosaic theory of development. Journ Morph. 8. Bd. 1893.

Derselbe, Experiments on cleavage and localization in the Nemertine egg. Arch. f. Entw.-Mech. 16. Bd. 1903.

Derselbe, Merogony and regeneration in Renilla. Biol. Bull. 4. Bd. 1903.

Derselbe, Reversal asymmetry in the regeneration of the chelae in Alpheus heterochelis. Biol. Bull. 4. Bd. 1903.

Derselbe, The cell in development and heredity. III. Aufl. New York 1925.

Wilson, H. V., Coalescence and regeneration in Sponges. Journ. Exp. Zool. 5. Bd. 1907.

Derselbe, On the behaviour of dissociated cells in Hydroids. Ebenda. 11. Bd. 1911.

Derselbe, Dedifferentiation in Hydroids and Ascidians. Journ. Elisha Scient. Soc. 39. Bd. 1923.

Derselbe, Studies on dissociated sponge cells. Carnegie Institution Year book Nr. 24, 1925.

Winkler, H., Polarität, Regeneration und Heteromorphosen bei Bryopsis. Jahrb. f. wiss. Bot. 35. Bd. 1900.

Derselbe, Über die Regeneration der Blattspreite bei einigen Cyclamenarten. Ber. D. Bot. Ges. 20. Bd. 1902.

Derselbe, Regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica*. Ebenda. 21. Bd. 1903.

Derselbe, Reg. Sproßbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von Passiflora coerulea. Ebenda. 23. Bd. 1905.

Derselbe, Die Umwandlung des Blattstiels zum Stengel. Jahrb. f. wiss. Bot. 45. Bd. 1907.

Derselbe, Nachträgliche Umwandlung von Blütenblättern und Narben in Laubblätter. Ber. d. Bot. Ges. 20. Bd. 1902.

Derselbe, Entwicklungsmechanik der Pflanzen. Hwb. Naturwiss. 3. Bd. 1913.

Wintrebert, P., Régénération chez les Amphibiens (Axolotl) des membres postérieurs et de la queue en l'absence du système nerveux. C. r. Acad. Sc. Paris. 137. Bd. 1903 und C. r. Soc. Biol. 56. Bd. 1904.

Wirén, A., Selbstverstümmelung bei *Carcinus maenas*. Festschr. f. Lilljeborg. Upsala 1896.

Witschi, E., Merogenetische Entwicklung äquipotentieller Fragmente. Festschr f. Zschokke. Basel 1920.

Derselbe, Überreife Eier als kausaler Faktor bei der Entwicklung von Mehrfachbildungen und Teratomen. Verh. Nat. Ges. Basel. 34. Bd. 1922.

Woerdeman, W., Über Linsenexstirpation bei Grasfroschlarven. Arch. f. Entw.-Mech. 51. Bd. 1922.

Wolff, G., Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1895; Anat. Anz. 18. Bd. 1900; Arch. f. Entw.-Mech. 12. Bd. 1901.

Derselbe, Die physiologische Grundlage der Lehre von den Degenerationszeichen. Virchows Archiv Path. Anat. 169. Bd. 1902.

Derselbe, Regeneration und Nervensystem. Festschr. f. R. Hertwig. 3. Bd. 1910.

Wolff, J., Das Gesetz der Transformation der Knochen. Berlin 1892.

Woodland, W. N. F., Caudal autotomy and regeneration in the Gecko. Quart. Journ. Micr. Sec. 65. Bd. 1922.

Woodworth, W. M., The Palolo-worm *Eunice viridis*. Bull. Mus. Harvard College. 51. Bd. 1907.

Wulff, E., Heteromorphose bei Dasycladus clavaeformis. Ber. D. Bot. Ges. 28. Bd. 1910.

Wülker, G., Nematoden. Biol. der Tiere Deutschlands 11, 1924.

Wurmbach, H., Zur Kiemenregeneration beim Axolotl. Zool. Anz. 67. Bd. 1926.

Young, D. B., Morphology and physiology of Uronychia. Journ. Exp. Zool. 36. Bd. 1922.

Zeleny, C., Compensatory regulation in the regeneration of *Hydroides dianthus*. Arch. f. Entw.-Mech. 13. Bd. 1902.

Derselbe, Rate of regeneration of the arms in the brittle-star *Ophioglypha*. Biol. Bull. 6. Bd. 1903.

Derselbe, Experiments on the localization of development factors in the Nemertine egg. Journ. Exp. Zool. 1. Bd. 1904.

Derselbe, Compensatory regulation. Journ. Exp. Zool. 2. Bd. 1905.

Derselbe, Relation of the degree of injury to the rate of regeneration. Journ. Exp. Zool. 2. Bd. 1905.

Derselbe, Regeneration of a double chela in the fiddler crab (Gelasimus). Biol. Bull. 9. Bd. 1905.

Derselbe, Direction of differentiation in development (Antennulae of Mancasellus). Arch. f. Entw.-Mech. 23. Bd. 1907.

Zeleny, C., The effect of successive removal upon the rate of regeneration. Journ. Exp. Zool. 7. Bd. 1909.

Derselbe, Degree of injury and rate of regeneration. Ebenda. 7. Bd. 1909.

Derselbe, Effect of age upon the rate of regeneration. Ebenda. 7. Bd. 1909.

Zell, R., Die subepithelialen Hautdrüsen der Lungenschnecken. Z. f. Anat. und Entw.-Gesch. 71. Bd. 1924.

Ziegelmayer, W., Metamorphose der Cyclopiden. Zeitschr. f wiss. Zool. 126. Bd. 1925.

Ziegler, H. E., Exper. Studien über die Zellteilung III. Beroë ovata. Arch. f. Entw.-Mech. 7. Bd. 1898.

Zielinska, J., Der Einfluß des Sauerstoffpartialdrucks auf Regenerationsgeschwindigkeit bei *Eisenia*. Anz. Akad. Wiss. Krakau. Math.-Nat. Kl. 1913.

Dieselbe, Lichtwirkung auf *Eisenia foetida* etc. Ebenda. 1913.

Zimmermann, W., Entwicklungsphysiologie der Zelle von *Sphacelaria fusca*. Zeitschr. f. Botanik. 15. Bd. 1923.

Zirpolo, G., Rigenerazione delle braccia di *Asterina gibbosa*. Publ. Stazione Zool. Napoli. 3. Bd. 1921.

Derselbe, Rigenerazione del Zoobotryon. Boll. Soc. Nat. Napoli. 33. Bd. 1921.

Derselbe, Sul ringiovanimento dei rami coloniali del Zoobotryon. Arch. Zool. Napoli. 10. Bd. 1922.

Zoja, R., Sviluppo dei blastomeri isolati dalle uora di alcune meduse. Arch. f. Entw.-Mech. 1. und 2. Bd. 1895.

Zondek, M., Zur Transformation des Knochenkallus. Berlin 1910.

Zucco Cucagna, A., und J. Nusbaum, Restitution bei Nudibranchiern Arch. f. Entw.-Mech. 41. Bd. 1915.

Zucker, R, Die Ausbildung der Geschlechtscharaktere und ihre Beziehung zu den Keimdrüsen. Bonn 1925.

Zülzer, M., Einfluß der Regeneration auf die Wachstumsgeschwindigkeit von Asellus. Arch. f. Entw.-Mech. 25. Bd. 1908.

Dieselbe, Bau und Entwicklung von Wagnerella borealis. Arch. f. Prot.-K. 17. Bd. 1909.

Zuppinger, H., Kurzgefaßte Lehre von den Knochenbrüchen. Leipzig 1913.

Zweibaum, J., La régénération des ovaires chez Polycelis nigra. Arch. f. Entw.-Mech. 41. Bd. 1915.

Nachtrag zum Schriftenverzeichnis

Die nachfolgend angegebenen Arbeiten konnten leider im Text nicht mehr berücksichtigt werden.

Allen, E. J., Regeneration and reproduction of the Syllid *Procerastea*. Phil. Transactions Roy. Soc. London. 211 Bd. 1923.

Becher, H., Parabioseversuche an Ratten. Verh. Anat. Ges. Erg.-Heft Anat. Anz. 61. Bd. 1926.

Bischler, V., L'influence du squelette dans la régénération et les potentialités des divers territoires du membre chez *Triton cristatus*. Rev. Suisse Zool. 33. Bd. 1926.

Blumenthal, A., Knorpelregeneration am Larynx. Beitr. Anat. Physiol Path. und Therapie des Ohres, der Nase und des Halses. 24. Bd. 1926.

Brunst, V., Zur Frage nach dem Einfluß des Nervensystems auf die Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. 109. Bd. 1927.

Burckhardt, H., Knochenregeneration. Beitr. z. klin. Chirurg. 137. Bd. 1926.

Cameron, J. A., Regeneration in *Scutigera forceps*. Journ. Exp. Zool. 46. Bd. 1926.

Detwiler, S. R., The effect of reduction of skin and of muscle on the development of spinal ganglia. Journ. Exp. Zool. 45. Bd. 1926.

Duskova, V., Sur la régénération des extrémités chez *Dixippus* (*Carausius*) *morosus*. C. r. Soc. Biol. Paris. 95. Bd. 1926.

Feldotto, A., Ergänzende Versuche über die Regeneration der Kiemen von Forschlarven. Arch. f. Entw.-Mech. 108. Bd. 1926.

Fischer, B., Metaplasie und Geschwulstbildung. Handb. Norm. Pathol. Physiol. 14. Bd. (II) 1927.

Guyénot, E. et M. Vallette, Régénération du nez et de la mouchaire supérieure chez les Urodèles. C. r. Soc. Biol. 93. Bd. 1925.

Derselbe, La perte du pouvoir régénérateur chez les Anoures, étudiée par les méthodes hétérogreffes. C. r. Biol. Paris. 94. Bd. 1926.

Gurwitsch, A., Das Problem der Zellteilung physiologisch betrachtet. Berlin 1926.

Issajew, W., Studien an organischen Regulationen. (Exper. Unters. an *Hydra*). Arch. f. Entw.-Mech. 108. Bd. 1926.

Jurczyk, Ch., Beiträge zur Morphologie, Biologie und Regeneration von *Stephanoceros fimbriatus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 129. Bd. 1927.

Kaan, H. W., Experiments on the development of the ear of Amblystoma. Journ. Exp. Zool. 46. Bd. 1926.

Konsuloff, S., Die Zellstimulation und ihre Erklärung. Zellstimulationsforschungen. 2. Bd. 1926.

Korschelt, E., Über geheilte Knochenbrüche bei einigen Säugetieren, Vögeln und anderen Wirbeltieren. Sitz.-Ber. Naturforsch. Ges. Marburg 1927.

Locatelli, P., Influenza del sistema nervoso sulla rigenerazione dei tessuti. Arch. Sc. Biol. 8. Bd. 1926.

Derselbe, Rôle du système nerveux dans les phénomènes de régénération. C. r. Soc. Biol. Paris. 95. Bd. 1926.

Popoff, M., Beschleunigung der Wundregenerationsvorgänge durch Anwendung von Zellstimulationsmitteln. Zellstimulationsforschungen. 2. Bd. 1926.

Portmann, A., Studien über Dedifferenzierung bei der Seeanemone *Aiptasia carnea*. Zeitsch. f. Zellforsch. u. Mikr. Anat. 4. Bd. 1926.

Robertson, T. B., Chemical basis of growth and senescence. London 1923.

Schotté, O., Hypophysectomie et régénération (et métamorphose) chez les Batraciens. C. r. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genf. 43. Bd. 1926.

Derselbe, La régénération de la queue d'Urodèles est liée à l'intégrité du territoire caudal. C. r. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genf. 43. Bd. 1926.

Schwalbe, E., Die Morphologie des Mißbildungen des Menschen und der Tiere. III. Einzelmißbildungen (herausgegeben von G. B. Gruber). Jena 1927.

Simoes-Raposo, L., La régénération de la colonne vertébrale chez les Urodèles adultes. C. r. Soc. Biol. Paris. 95. Bd. 1926.

Steinmann, F., Prospektive Analyse von Restitutionsvorgängen (Planarien). Arch. f. Entw.-Mech. 108. Bd. 1926.

Titze, A., Über einige komplizierte Regenerationsvorgänge im menschlichen und tierischen Körper. D. Med. Wochenschr. 52. Bd. S. 1252 bis 1254. 1926.

Ungerer, E., Die Regulationen der Pflanzen. Berlin 1926.

Valentin, B., Studien über Nervenregeneration. Zeitschr. f. Orthopäd. Chirurg. 47. Bd. (Beilageheft). 1926.

Vallette, M., Mécanisme de la régénération du museau chez les urodèles. C. r. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève. 43. Bd. 1926.

Vogt, W., Wachstum und Gestaltungsbewegungen am hinteren Körperende. Verh. Anat. Ges. (Erg.-Heft Anat. Anz. 61. Bd. 1926).

Weber, A., Recherches expérimentales sur l'origine des membres chez les batraciens anoures. C. r. Soc. Biol. Paris. 95. Bd. 1926.

Weiß, P., Morphodynamik. Ein Einblick in die Gesetze der organischen Gestaltung an Hand von experimentellen Ergebnissen. Abhandl. z. Theoret. Biologie. 23. H. 1926.

Derselbe, Physiologie der Formbildung (Entwicklung und Regeneration). Jahr.-Ber. f. d. ges. Physiologie u. Exper. Pharmakol. 5. Bd. 1924 (1927).

Whiteside, B., Regeneration of the gustatory apparatus in the rat. Journ. Comp. Neurol. 40. Bd. 1926.

Willich, C. Th., Die Bedeutung des Knochenmarks für die Regeneration. Beitr. z. klin. Chirurgie. 136. Bd. 1926.

Wurmbach, H., Frakturheilung bei Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 129. Bd. 1927.

Berichtigung

Auf S. 154, 2. Zeile von unten in dem Abschnitt über Bryozoen-Regeneration wurde aus Versehen anstatt des Namens von P. Buchner derjenige v. Buddenbrocks genannt.

Namen- und Sachverzeichnis

Abel, Doppelbildung 437
— Limikolen 170, 237
— Neoblasten 300
Actinien, Lazeration 343
Actinotrocha, Reparation 156
Adensamer, Carausius 402
— Wundverschluß 244
Aequifinale Regulation 273
Aequipotentialität der Zellen 386
Akzidentelle Regeneration 1
Alberti, Augenregeneration 311 ff.
Allemand, Spongien 186 ff.
Allen, E. J., Syllideen 169
Alter und Regeneration 655 ff,
Alverdes, Polydactylie 428 ff.
Alytes, Reparation 136
Amaroecium, Reduktion 370
Amati, Muskelregeneration 276
Amoeba, Regeneration 17
Amphibien, Zahnersatz 115
Amphioxus, Zellkonstanz 563
Amphiuma, Extremitäten 227
Amputation von Organen 220 ff.
Anders, Mehrfachbildungen 451
Andres, Actinien 184, 194, 343
Andressen, Nervensystem 616
Andrews, Autotomie 212
Ankylose 266
Anlage des Regenerats 326, 724
Anneliden, Autotomie 209
— Heteromorphose 520 ff.
— Reparation 167 ff., 568
Anodonta, Schalenregeneration 143
Anophthalmie 411
Anpassung und Regeneration 224 ff.
Antedon, Reparation 160
— Scheibenregeneration 308
Antennularia, Heteromorphose 6, 511 ff.
Anthoceros, Reparation 58
Anthozoen, Reparation 184
Antilocapra, Geweihbildung 97
Apathy, Zellkonstanz 563
Aplysia, Fuß 142
Appel, Wundheilung 66
Aqua, Zellregeneration 15
Arago, *Eutreptia* 20
Arataki, Nierenregeneration 291
Architomie, Teilung 189, 195, 714
Arrhenoidie 663
Arthropoden, Autotomie 210
— Reparation 149 ff.
Aschoff, L. 10
— Leberregeneration 288
— Wundheilung 232, 248
Ascidien, Reduktion 368 ff.
— Reparation 308
— Ruhezustände 377
Asseln, Autotomie 211 ff.
— Reparation 150 ff.
Asteriden, Teilung 165
Atavismus 428, 530 ff., 717
Atrophie 373
Atypische Regeneration 401 ff., 473 ff, 719
Augenersatz, Homöosis 482, 600
Augenmißbildungen 410 ff., 458 ff.
Augenregeneration 311 ff., 458, 482
Ausführungsfaktor 648
Ausgesetztheit und Regeneration 225 ff.
Ausgestaltung des Regenerats 326, 724
Autohämorrhöe 215
Autotomie 207 ff., 714 ff.
Axial gradients 630 ff.
Axolotl, Kiemenregeneration 284

Bacillus, Reparation 153
Balanoglossus, Atavismus 536
— Reparation 157
Balbiani, Stentor 28ff., 40
Bardeen, Nervensystem 594
— Planarien 177ff.
— Reduktion 363
— Wundheilung 237
Barfurth 10
— Atavismus 534
— Mehrfachbildungen 414, 431, 451
— Nervensystem 606ff.
— Organerneuerung 136
— Regeneration und Alter 656
— Regulation 340
— Reizwirkung 623
— Richtung des Regenerats 331ff.
— Wundheilung 232
Bartsch, Muskelregeneration 272
— Planarien 295
— Wundheilung 237
Basidiobolus, Polarität 505
Bateson, Homöosis 473ff.
— Mehrfachbildungen 414, 417ff., 429, 451
Baudouin, Heterochelie 397
Bauer, A., Beinregeneration 657
— Temperatur 695
— Wiederholte Regeneration 578
Bauer, E., Reizwirkung 629
Baumann, H., Zellkonstanz 562
Bellamy, Reizwirkung 634ff.
Bergmann, E., Knochenregeneration 257
Berninger, Hungerwirkung 380ff.
Berthold, Polarität 491ff.
Bethe, Homöosis bei *Carcinus* 475
— Nervenregeneration 282
Beutler, Hydroiden 382, 653
— Reservestoffe 382, 577, 653, 670
Bickford, Regulation 349
Biedermann, Schalenreparation 145
Bier, A., Ersatzgewebe 242ff.
— Gelenkregeneration 265ff.
— Hautregeneration 245
— Knochenbruchheilung 251ff., 261ff.
— Muskelregeneration 276
— Narbenbildung 242ff.
Bier, A., Regeneration und Alter 658
— Regeneration und Ernährung 651
— Reizwirkung 622
— Wundheilung 232, 241
— Wundhormone 676
Bildungsstoffe 669ff.
Billard, Hydroiden 180ff., 343
Billroth, Gelenkregeneration 266
Bilski, Reizwirkung 629, 657
Bindegewebsregeneration 246ff.
Bipalium, Umgestaltung 345
Bischler, Extremitätenregeneration 135, 309
Bizzozero, Zellenersatz 121ff.
Blattreparation 74
Blum, R., Leberregeneration 288
Blunck, H., *Dytiscus* 105ff.
— *Gordius* 173
Blutkörperchen, Ersatz 122
Blutspritzen 215
Boas, Krallenbildung 96
— Polydactylie 428ff.
Boccadoro, Nervenregeneration 282
Boecker, *Hydra* 197
Boeke, J., Nervenregeneration 280, 282ff.
Böhmig, Turbellarien 297
Bohn, Actinien 184, 344
— Lichtwirkung 702
— Regeneration und Ernährung 651
Bonnet 6
— Amphibien 129
— Anneliden 170
— Doppelbildungen 447
— formbildende Stoffe 669
— Temperatur 694
Bordage, Atavismus 531ff.
— Autotomie 213ff.
— Extremitätenregeneration 329
— *Mantis* 227
Börner, C., Pseudozellen 215
Bornhagen, Anthoceros 58
Borst, Gefäßregeneration 271
— Leberregeneration 288
— Metaplasie 320
— Reizwirkung 627
— Wundheilung 241, 248
Borstenersatz, Anneliden 111

Boschma, Actinien 185
— *Fungia* 198
Botryllus, Reduktion 370
Boulenger, Atavismus 535
Boutan, *Gryphaea* 143
Boveri, Th., 9
— Zellkonstanz 561
Bowerbank, Spongien 186
Braem, Bryozoen 377
— Knospen und Keimzellen 206
— *Ophryotrocha* 168
Brandt, A., Kastration 663ff.
Brandt, Th., *Lumbricus* 570
Brauer, A., Skorpion 435ff., 448ff., 452
Braus, Atavismus 535
— Embryonalregeneration 548
Brecher, L., Homöosis 475ff.
Brefeld, Pilze, Regeneration 57
Bresca, G., Kastration 662
Breßlau, Milchdrüsen 462ff., 470
— Nematoden 172
— Rhabdocöle 173
— Turbellarien 296
Brieger, Wundhormone 673
Brock, Arme, Cephalopoden 141
Brockelbank, Nervenregeneration 283
— Nervensystem 608
Broman, Mehrfachbildungen 414, 451
Bruchdreifachbildungen 417ff.
Bruchgelenke 213
Bryophyllum, Polarität 503ff., 670
— Reproduktion 48ff.
Bryopsis, Polarität 508
Bryozoen, Autotomie 208
— Reparation 154
— Ruhezustände 375ff.
Buchanan, Reizwirkung 633
Buchner, Bryozoen 154, 739, 797
Buddenbrock, W. v., Lichtwirkung 707
Bufo, Fingerregeneration 136
Bülow, Gephyreen 171
— Limikolen 170
Bursaria, Regeneration 26ff., 43
Buschkiel, Fischflossen 414
Byrnes, Atavismus 534
— Beinregeneration 657
— Defektbildung 406
Cajal, Ramon y, Nervenregeneration 281
Calkins, Infusorien 25ff., 43
Cannon, Reizwirkung 637
Carcharias, Zahnersatz 116
Cardamine, Reproduktion 52
Carlgren, Actinien 184ff., 343ff., 537, 564
— Doppelbildungen 467
— *Gonactinia* 193
— Heteromorphose 513
— Nemertinen 177ff.
Carrière, Gastropoden 148
— Nervensystem 605
Cauda bifida 431
Caulerpa, Polarität 508ff., 671
Caullery, Heteromorphose 521
Ceratium, Regeneration 19
Cerfontaine, Hydroiden 566
— Polarität 514
Cerianthus, Regulation 335, 347ff., 363
— Reparation 184, 335
Cerny, Gastropoden 148
— Nervensystem 605
Chadwick, Holothurien 166
Chemische Reize 708
Chester, Actinien 184
Child, C. M., Actinien 184
— axial gradients 630ff.
— *Cerianthus* 334ff., 347ff., 363
— Heteromorphose 517ff.
— Hungerwirkung 384
— Hydroiden 181ff.
— Nervensystem 594ff.
— Planarien 174ff.
— Polarität 517ff., 529
— Polycladen 174
— Reduktion 363ff.
— Regulation 334ff., 346ff.
— Reizwirkung 624ff.
Chorda, Regeneration 136
Chun, Ctenophoren 185, 544
Cimbex, Homöosis 478
Ciona, Heteromorphose 525
Cirrhen, Doppelbildung 416
Cladophora, Polarität 490
Clavelina, Reduktion 368ff., 377
— Ruhezustand 377

Cloëon, Reparation 153
Coelenteraten, Regeneration 179ff.
Cohen-Kysper, Umkehr der Lebensvorgänge 385
Coleps, Regeneration 30ff.
Collins, Autotomie 218
— Haarbildung 103
Colosi, Nervensystem 595
— Planarien 177
— Wundheilung 237
Colucci, Augenregeneration 311ff., 459
Consoli, kleinste Teilstücke 584
— Limikolen 171
— Lumbriculus 192
Contejean, Autotomie 222
Copepoden, Amputation 220
Coprinus, Reparation 57
Coste, Spongien 186ff.
Crinoiden, Reparation 160
Criodrilus, Heteromorphose 521ff.
— Keimzellen 200ff.
— kleinste Teilstücke 583
— Reparation 168, 569
Crozier, Echiniden 158
Ctenodrilus, Heteromorphose 522
— Teilung 189ff, 195, 584
Ctenophoren, Regeneration 185
Cucullia, Homöosis 474
Cuénot, Asteriden 165
— Homöosis 475ff.
— Schwanzregeneration 218
Cunningham, Pleuronectiden 701
Curtis, Planarien 174ff.
— Wundheilung 237
Cyclamen, Blattreparation 77ff.
Cyclopie 410ff., 459
Cyclops, Häutung 104
Czerny, Gelenkregeneration 265
Czerski, Anneliden 168
Czwiklitzer, Ophryotrocha 168, 365ff.

Dalyell, Holothurien 166
— Planarien 176
Darmdrüsen, Zellenersatz 121
Darmepithel 246
Darmregeneration 286ff.
Dasycladus, Polarität 506
Daumenschwielen, Frosch 661ff.
Davenport, Experimentalmorphologie 549
— Gonadenregeneration 204
— Hydroiden 181
— Ovarialregeneration 293
— Umgebungswirkung 687
— Wachstum 549, 556
Davis, Actinien 184ff., 344, 564
Dawydoff, Asteriden 165, 237
— Atavismus 536
— Autotomie 223
— Muskelregeneration 273
— Nemertinen 178, 298
— Nervenregeneration 278
— *Ptychodera* 157
Dedifferenzierung 368, 721
Deegener, Zellenersatz 122
Defektbildungen 401ff., 405
Deichmann, Doppelbildung 471
— Holothurien 166
Della Valle, Doppelbildungen 422ff.
Delphin, Zahnersatz 114
Dembowska, Infusorien 26ff., 41
Dentalium, Blutaustritt 216
— Tentakel 110
Derbesia, Zellregeneration 13
Destruktion und Restitution 362, 370
Determination des Regenerats 725
Determinationsfeld 725
Detwiler, Entfernen von Anlagen 548
— Nervensystem 608
Dicquemare, Actinien 184
Differenzierung des Regenerats 326
Differenzierungsgefälle 555, 566, 569
Differenzierungsrichtung 554
Difflugia, Regeneration 18
Dileptus, Regeneration 24, 39
Dimitrowa, Stimulation 629
Dimon, Heteromorphose 521
Dissogonie, Ctenophoren 185
Dissoziation 584ff.
Dixippus, Homöosis 475ff.
Dodecaceria, Heteromorphose 521
Dogiel, Atavismus 533
— Pantopoden 437
Doppelbildungen 413ff., 719
Doppeltiere, Infusorien 42
Doutrelepont, Gelenkregeneration 265

Drahn, Polydactylie 430
Dreifachbildungen 417ff.
Dreyfus, Häutung 110
Driesch 9, 10
— Alterszustand 659
— *Amphiglaena* 571
— Anneliden 169
— *Clavelina* 140, 368
— embryonale Regeneration 542
— Etappen der Regeneration 327, 412
— Hydroiden 181ff., 204, 408, 565
— Lichtwirkung 704
— organbildende Stoffe 670
— Reduktion 368ff.
— Regulation 273, 346ff., 368ff.
— Restitution 362
— Richtung des Regenerats 333
— Schwerkraftwirkung 691ff.
— Umkehr der Lebensvorgänge 384
— Wiederholte Regeneration 575ff.
Drüsenregeneration 246, 289
Dubosq, Gregarinen 21
Dugès, Planarien 176
Duhamel, Polarität 491ff.
Dumeril, Atavismus 534
Duplicitas anterior 448ff.
Duplicitas posterior 435, 448
Dürken 10
— Autotomie 215
— Doppelbildungen 456
— Experimentalzoologie 547
— Nervensystem 614ff.
— Regenerationsanlage 722
Duyne, van, Heteromorphose 517
Dytiscus, Häutung 105ff.

Echinodermen, Autotomie 208
— Reparation 158ff.
Echiurus, Borstenersatz 112
Edinger, Nervenregeneration 282
Egger, Lacerta 485ff.
Ehlers, Zahnersatz 113
Eidechsen, Autotomie 216ff.
Eierstocksregeneration 200ff., 292
Eimer, Ctenophoren 185
Einzellige, Regeneration 11ff.
Ekman, Herzregeneration 272
— Nervensystem 616
Elektrische Reize 708
Ellis, Amphibien 572
— Beinregeneration 657
Embryonale Regeneration 539ff., 722
Embryonal-dynamisches Feld 725
Emmel, Atavismus 533
Empfänglichkeitsmethode 635ff.
Encephaloschisis 411
Endres, Blastomerentrennung 546
Energie der Regeneration 648ff.
Enteropneusten, Reparation 154, 157
Entfärbung durch Lichtmangel 697ff.
Entholzung 387ff.
Entstehung des Regenerats 326
Entwicklung und Regeneration 539ff., 722
Epidermis, Regeneration 95, 244
Epimorphose 352
Erhard, Lichtwirkung 707
Ernährung und Regeneration 650ff.
Ernst, Gefäßregeneration 271
— Wundheilung 232
Ersatzgewebe 241ff.
Ersatzregeneration 474
Ersatz von Drüsenzellen 117ff.
Ersatzzellen in Darm und Leber 121
Etappenweise Regeneration 327, 412
Eudendrium, Dissoziation 590ff.
Eunice viridis, Autotomie 209ff.
Eupagurus, Augenersatz 482
— Extremitäten 226
Euphronides, Kalkkörper 91
— Reparation 158
Euplotes, Regeneration 41
Explantation 592
Extremitätenregeneration 130ff., 135ff., 250, 309ff., 485ff., 553, 644ff., 656ff.
Eyclesheimer, Defektbildung 407

Faktoren der Regeneration 639ff., 681ff.
Faktorenpolarität 528
Falsche Gelenke 264
Faurot, L., *Sagartia* 295
Frazee, Reizwirkung 708
Fehlbildungen 401ff., 411
Feldwirkung, biologische 725
Feßler, Augenregeneration 314
Fettgewebe, Regeneration 249

Fick, R., Gelenkregeneration 266
Figdor, Blattreparation 76
Fische, Schwanzregeneration 137
— Zahnersatz 115
Fischel, Augenregeneration 314ff., 459
— Augenmißbildungen 411ff.
— Ctenophoren 544
— Mehrfachbildungen 414, 451
— Reduktion 385
Fischer, B., Metaplasie 323
Flexner, Nervenregeneration 277
— Planarien 297
— Temperatur 695
Flossenregeneration 137
Formativer Reiz 621ff.
Formbildende Stoffe 669ff., 719
Fortpflanzung und Regeneration 188ff.
Fortpflanzungszustand und Regeneration 659ff.
Föyn, *Clava* 581, 591
Fragmentation 342ff., 579
Fraisse, Eidechsenschwanz 433
Fratercula, Schnabelbildung 97
Frattin, Knochenbildung 321
Frédéricq, Autotomie 215, 222
Frenzel, Zellenersatz 122
Friedenthal, Wachstum 556
Friedländer, Anneliden 305
Friedrich, P., Atavismus 531
— Bruchgelenke 213ff., 222
— Ernährung und Regeneration 651
— Regeneration und Alter 656
— Spinnenbeine 226
Fritsch, C., Alterszustand 658
— Amphibien 130ff.
— Atavismus 534
— Doppelbildungsn 42ff).
— Extremitätenregeneration 130ff., 250, 309, 404
— Skelettbildung 250
— Wundheilung 130ff., 240
Frustulation 342ff., 579
Fuchs, F., Augenregeneration 311ff.
Fühler, Doppelbildung 416
Fujinami, Knochenregeneration 257
Fulinski, Rhabdocöle 173
Fundulus, Cyclopie 410ff., 459
Funktioneller Reiz 621ff.
Funktion und Regeneration 340, 647ff.

Gadow, Fingerregeneration 136
Galigher, Reizwirkung 634
Galtsoff, Restitution 586ff.
Garcia-Banus, Reizwirkung 634
Gast, Hydroiden 181ff., 514, 565, 580
— Regulation 349
— Schwerkraftwirkung 691
Gaza, W. v., Wundheilung 232.
Gecko, Autotomie 217
Gefäßregeneration 270ff.
Gelasimus, Heterochelie 396
Gelenkregeneration 265ff.
Gelenkresektion 267
Genitalorgane, Regeneration 291
Gephyreen, Reparation 171
Gestaltung des Regenerats 333ff., 724
Gewebsregeneration 231ff.
Giard, Atavismus 534
Gierke, E. v., Atrophie 375
Giesbrecht, Augenersatz 482ff., 600
— Nervensystem 600
Giorgi, P. de, Nervensystem 613
Gipfelsproß der Koniferen 393
Gläser, H., Skelettbildung 250
Glomeruli 290
Gluck, Leberregeneration 288
Gluschkiewitsch, Hirudineen 171
Godelmann, Atavismus 531
— Autotomie 214ff., 222
— *Bacillus* 153
— Wiederholte Regeneration 574
Godlewski, Hydroiden 181ff., 514, 565, 580
— Nervensystem 609
— Organbildende Stoffe 670
— Regulation 349
— Schwerkraftwirkung 691
Goebel, *Achimenes* 667ff.
— Blattreparation 76ff.
— Formbildende Stoffe 669
— Regulation 357ff., 393ff.
— Reproduktion 48, 53
— Rückdifferenzierung 390
— Saftströme 669ff.
— Stofftransport 671

Goebel, Zellregeneration 16
Goetsch, Doppelbildungen 445, 466
— Heteromorphose 518ff.
— Hydra 180ff., 196
— Planarien 351
— Regulation 351
— Wiederholung der Regeneration 577
Goette, Perennibranchiaten 227
Goldfarb, Lichtwirkung 703
— Nervensystem 595ff., 604ff., 610ff.
Goldner, Knochenheilung 678
Goldschmidt, R., Doppelbildungen 459
— Nematoden 172
— Schnabelregeneration 127
— Zellkonstanz 562
Goldstein, Nervensystem 607
Goldzieher, Leberregeneration 288
— Muskelregeneration 275
— Nervenregeneration 280
— Wundheilung 232, 248
Gonactinia, Teilung 193
Gonionemus, Reparation 182, 408
Goodale, Kastration 663
Göppert, Krallenbildung 96
Gordius, Regeneration 172
Gorgonien, Dissoziation 591
Gräper, Doppelbildungen 422
— Eidechsenschwanz 433
Gravier, Anneliden 169
Gregarinen, Regeneration 21
Gregory, Infusorien 25
Grisi, Muskelregeneration 277
Grochmalicki, Linsenregeneration 319
Groß, J., Atavismus 538
— *Hydra* 180, 564
— S., Inkretion 664
Große-Allermann, Amöbenregeneration 18
Gruber, A., Amöbeuregeneration 17
— *Stentor* 38
— K., Amöbenregeneration 18
Gryphaea, Schale 143ff.
Gudernatsch, Inkretion 654
Guettard 6
Gurwitsch, Determinationsfeld 725
— Involution 375
— Teilungsfaktor 675
Guyénot, Extremitätenregeneration 135, 309
— Nase 617
Gymnogramme, Reparation 57

Haarwechsel der Säugetiere 100, 245
Haase, Anneliden 303
Haberlandt, Reizstoffe 672ff.
— Wundhormone 61ff., 672ff.
— Zellregeneration 15
Häckel, E. Kristallregeneration 84
— Siphonophoren 541
Häcker, Umkehr der Lebensvorgänge 385
Hadzi, *Chrysaora* 382
— Doppelbildung 467
Hagmeier, Mermis 173
Hahn, Actinien 184, 344, 537
Hahnenfedrigkeit 663
Haifische, Zahnersatz 115
Haleremita, Knospung 343
Haliotis, Schale 145
Hall, Nervenregeneration 278
Hamburger, V., Nervensystem 615ff.
— Reizwirkung 657
Hammat, Actinien 184, 344
Hämmerling, *Aeolosoma* 300ff.
— Neoblasten 299ff.
Handmann, Schwanzregeneration 218
Hanko, Cephalopoden 141, 416
— Fußreparation 146, 238
— Inkretion 654
— Muskelregeneration 273
— *Nassa* 440
— Nervensystem 605
— Schneckenfühler 416
— Stimulation 627
Hargitt, Dissoziation 590
— Medusen 182ff., 408, 416
Harms, J. W., Geschlechtsbestimmung 660
— Inkretion 664
— Kastration 660ff.
— Keimdrüsenüberpflanzung 660ff.
— Muskelregeneration 275ff.
— Regulation 339ff.
— Reizwirkung 623
— Wachstum 556

Harpa, Fuß 142
Harper, *Stylaria* 337, 665
Harrison, Doppelbildungen 422ff.
— Entfernen von Anlagen 548
— R., Nervenregeneration 282ff.
— Nervensystem 607ff.
— verhinderte Regeneration 402
Hartmann, M., *Stenostomum* 177, 197
— Wiederholung der Regeneration 577
Hasemann, *Asellus* 328
Hausding, Actinien 184ff, 295, 344
Hautdrüsen, Zellenersatz 119
Hautregeneration 244ff.
Häutung, Arthropoden 103ff.
Hazen, Actinien 184, 344, 564
— Heteromorphose 524
— *Sagartia* 295
Heidenhain, M., Nervenregeneration 282
— Polarität 488
Heider, K., *Staurocephalus* 112
— Zahnersatz 112
Heilung per primam intentionem 240
Heilung per secundam intentionem 240
Heilung unter dem Schorf 240
Heine, B., Knochenregeneration 263
Heitz, E., Zellregeneration 14
— Wundhormone 674
Held, Nervenregeneration 282
Helianthus, Knollenbildung 354
— Reparation 68
Helicarion, Fuß 142
Heliotropismus 705
Helix, Radula 114
— Schalenreparation 144
Helodea, Zellregeneration 13
Hemidactylus, Autotomie 217
Hemiembryonen 545ff.
Henle, Kristallregeneration 84
Henneberg, Schwanzregeneration 218
Hepke, Oligochaeten 303
Herbst, 9
— Atavismus 533ff., 537
— Homöosis 481ff, 600
— Inkretion 664
— Lichtwirkung 702
— Nervensystem 600ff.
— Reizwirkung 709
Herbst, Umgebungswirkung 686ff.
Herfs, Drüsenzellen 118
Herlitzka, Blastomerentrennung 546
Hermaea, Fußregeneration 146, 238
Hertwig, O., Auffassung der Regeneration 229
— Mehrfachbildungen 414
Herzregeneration 272
Hescheler, Anneliden 168
— Defektbildung 407
— Oligochaeten 303
— Regeneration und Alter 656
— Wiederholte Regeneration 575
Hesse, R., Lichtwirkung 698
Heterochelie bei Krebsen 396ff.
Heteromorphose 2, 487ff., 510ff., 717
Heterophorie 480
Heterotypie 479
Hewitt, *Pleurotricha* 40
Heymons, Keimzellenwanderung 203
Hildebrand, Reparation 78
Hines, Nervensystem 610
Hinrichs, Lichtwirkung 708
— Reizwirkung 637
Hirschgeweih 663
Hirschler, *Ciona* 308
— Hirudineen 171
— Puppenreparation 153
Hirudineen, Reparation 171
His, W. 8
Hodenregeneration 200ff., 292
Hofer, B. Amöbenregeneration 17
— Fischregeneration 137
Hoffmann, R. W. *Lumbricus* 301
Hollande, Blutspritzen 215
Holmes, Planaria 579, 582
Holosticha, Regeneration 37
Homöosis 473ff., 717, 719
Homomorphose 2
Hooker, Nervengeneration 282
Höppli, Zellkonstanz 562
Hormone 669ff., 719, 726
Hormone bei Pflanzen 504, 672
Hormonwirkung und Regeneration 655
Hornell, Schalenregeneration 143
Horst, Doppelbildung 437
Howland, Nierenregeneration 291
Hübner, Anneliden 305

Hübner, Mehrfachbildungen 414, 451
— Verbesserung der Regeneration 574
Hungerwirkung 380ff.
Hunt, Nervensystem 599
Huxley, *Clavelina* 370
— Reizwirkung 635
— Sycon 586ff.
Hydra, Monogonie und Amphigonie 666
— Regeneration 180ff., 196ff.
— Wundheilung 233
Hydroiden, Reduktion 378
Hydroides, Regulation 395
Hyman, Doppelbildungen 447
— Heteromorphose 523
— Oligochaeten 168ff.
— Reizwirkung 633ff.
Hyperdaktylie 427ff., 535
Hypertrophie, kompensatorische 392ff., 398ff.
Hypolitus, Fragmentation 342ff.
Hypophyse, Fütterung 655
Hypophyse und Regeneration 679
Hypotypische Regeneration 531

Indifferente Zellen 372, 721
Infusorien, Mehrfachbildungen 41ff.
— Regeneration 21ff.
Inkrete 669ff., 719, 726
Insekten, Mehrfachbildungen 417ff.
Involution 375
Ishikawa, C., *Hydra* 180
Ishikawa, H., *Stentor* 39
Iwanow, Anneliden 169, 300ff.
— Atavismus 536
— Keimzellenersatz 202ff.
— Neoblasten 300.
— Polychaeten 202ff.
— Wundheilung 237

Janda, Augenersatz 483
— *Criodrilus* 168, 583
— Doppelbildung 447
— Genitalregeneration 292
— Heteromorphose 521ff.
— Keimzellenersatz 200ff.
— Regeneration und Alter 656
— Regeneration und Ernährung 653
— Temperatur 695
— Umgebungswirkung 687
Janda, Wiederholte Regeneration 576
Janse, *Caulerpa* 509ff., 671
— Polarität 492, 509, 671
Joest, Doppelbildungen 447
— Nervensystem 596, 598
— Thymus 289
Joff, *Stentor*, Regeneration 22
Johnson, Doppelbildung 449
Johnson, H. P., *Stentor* 35
Johnson, J. R., Planarien 176
Jokl, Linsenregeneration 319
Jordan, H., Kristallregeneration 84
Jost, Korrelation bei Pflanzen 63
— Pflanzenregeneration 46, 79
— Polarität 508
Jurczyk, *Stephanoceros* 172
Jussieu, B. de 6

Kallus bei Knochenheilung 257ff.
Kallus bei Pflanzen 64ff.
Kammerer, Atavismus 534
— Beinregeneration 657
— Flügelreparation 153
— Geschlechtsbestimmung 660
— Perennibranchiaten 227
— *Proteus*, Augenrückbildung 699ff.
Kanajew, *Hydra* 235
Kartoffel, Knollenbildung 355
Karzel, Reparation 68ff., 75
Kassner, Blattreparation 74
— Wundheilung 60, 66
Kastration 660ff.
Kaufmann, Wundheilung 232, 241
Kaufmann-Wolf, Atavismus 535
Keil, E., Doppelbildung 444ff.
— Heteromorphose 518
— Planarien 352, 595
— Regulation 352
— Reizwirkung 623
Keiller, Heteromorphose 520
Keimzellenersatz 199ff.
Kellogg, Asteriden 165
Kenk, Genitalregeneration 292
Kennel, *Ctenodrilus* 191
Kiemenregeneration 284ff.
King, Asteriden 165, 566
— Heteromorphose 514ff.
— *Hydra* 180ff., 350

King, Keimzellen *Asterias* 204
— Lichtwirkung 704
— Nervensystem 602
Klaussner, Doppelbildungen 450, 451, 454
Klebs, G., Polarität 491 ff.
— Regulation 360
— Zellregeneration 13 ff.
Kleinenberg, Doppelbildungen 454
Klemm, P., Zellregeneration 14
Klinitz, Schwanzregeneration 218
Knochenbruchheilung 250 ff., 261 ff.
Knochenregeneration 249 ff.
Knorpelregeneration 249 ff.
Knospung bei Tieren 188, 195
Knowlton, Temperatur 695
Kny, *Marchantia* 59
— Polarität 491
— Reparation 69
Koch, A., Lichtwirkung 707
Koch, L., *Orobanche* 80
Kochs, Augenregeneration 314
— Beinregeneration 657
Kofoid, *Ceratium* 19
Köhler, Pilze, Regeneration 57
Kölitz, *Hydra* 180 ff., 350, 564
— Polarität 515 ff.
Kolmer, Augenregeneration 314, 319, 459
Kompensatorische Regulation 392 ff.
Koncek, Blutspritzen 215
Koniferen, Gipfelsproß 393
König, Gastropoden 148
— Nervensystem 605
Kontaktwirkung 681, 687 ff., 731
Kopec, Nervensystem 601
Kopsch, Doppelbildung 431
Korkkambium 65
Korschelt, E., 10
— Andauernde Monogonie 665
— Anneliden 168
— Atrophie 375
— Cephalopoden 454
— *Ctenodrilus* 169, 189 ff.
— Doppelbildungen 437 ff., 440, 446 ff.
— Heteromorphose 521 ff.
— kleinste Teilstücke 584
— Knospen und Keimzellen 206
Korschelt, E., Regenerationsenergie 650
— Richtung des Regenerats 332
— Teilung bei Tieren 189 ff.
— Umdifferenzierung, Anneliden 367
— Zellenersatz 124
Kräpelin, Bryozoen 377
Krebsscheren, Doppelbildungen 417
Krecker, Neoblasten 299, 300
— *Tubifex* 299 ff.
Kristallregeneration 81 ff.
Krizenecky, Augenersatz 483
— Echiniden 159
— *Tenebrio* 554
Krüger, P., Lichtwirkung 707
Kühn, A., Knospen und Keimzellen 206
Kükenthal, Zahnersatz 115
Kupper, *Asplenium* 358
— Reproduktion 51
Kurz, O., Amphibien 135, 309
Kuschakewitsch, *Gregarina* 21
Küster, E., *Marchantia* 59
— Polarität 490 ff.
— Regeneration der Pflanzen 46, 55, 59
— Regulation 393 ff.
— Reizwirkung 627
— Rückdifferenzierung 390
— Zellregeneration 13 ff.
Kyrle, Pankreasregeneration 289

Lacaze-Duthiers, *Dentalium* 110
Lakon, Regulation 361
Lamprecht, Reizstoffe 672
— Wundhormone 673
Landauer, Actinien 184, 564
— Heteromorphose 513
Lang, *Anthoceros* 58
— Heteromorphose 518
— Lichtwirkung 702
— Planarien 297, 577
— Wundheilung 237
Lange, M. M., Octopus 141
Langenbeck, Gelenkregeneration 265
Langerhans, Doppelbildung 447
Larvale Regeneration 539 ff.
Laurent, Spongien 186
Lauterborn, Mermis 173
Lawrentjew, Nervenregeneration 282
Lazarenko, Chitinreparation 153

Lazeration, Actinien 194, 342, 579
Lebedinsky, Doppelbildung 448
Leberregeneration 288, 299
Leeuw, Leberregeneration 399
Léger, Gregarinen 21
Lehmann, O., Kristallregeneration 89ff.
Lentoide 318ff., 458
Levi, G., Wachstum 556
Levinsen, Bryozoen 154
Lewin, Infusorien 40
Lewis, Augenregeneration 314ff.
— Organverlagerung 318
Lexer, Gelenkregeneration 265
— Knochenregeneration 252ff.
Lichtwirkung 696ff., 731
Lieberkühn, Spongien 186
Lillie, kleinste Teilstücke 583
— Planarien 177
— Regeneration und Ernährung 653
— Stentor, Regeneration 23
— Temperatur 695
Limax, Radula 114
Limnaeus, Reparation 145
Linsbauer, *Gymnogramme* 57, 59
— Pflanzenregeneration 46
— Reparation 69
— Rückdifferenzierung 390
— Wundhormone 674
— Zellregeneration 16
Linsenregeneration 311ff., 458, 680
Linsenverdoppelung 458ff.
Lipps, *Stylaria* 202
Lipschütz, Inkretion 664
Lissitzky, Doppelbildung 422
Lloyd, D. J., Nervensystem 595
— Polycladen 174
Löb, J. 9
— *Ciona* 308
— Heteromorphose 511ff, 527
— Hormone bei Pflanzen 504, 672
— Infusorien 40
— Kontaktwirkung 688
— Lichtwirkung 702ff.
— Nervensystem 607
— Organbildende Stoffe 670
— Pantopoden 154
— Polarität 503ff., 511ff., 670, 688
— Schwerkraftwirkung 689ff.
Löb, J., Stimulation 627
— Umgebungswirkung 685ff.
Lobiger, Fuß 142
Locatelli, Nervensystem 611
Löhr, *Achyranthes* 356
Lopriore, Reparation 69
Lubarsch, Bindegewebe 247ff.
Lubosch, Gelenkregeneration 266
Lücke, Gelenkregeneration 265
Ludwig, H., Asteriden 165
— Doppelbildungen 468ff.
Lumbriculus, Teilung 189ff.
Lumbricus, Doppelbildungen 438
Lund, Infusorien 35, 40, 43
— Polarität 512, 529
— Reizwirkung 635ff.
Lundegardh, Polarität 492ff.
Lus, Mehrfachbildung 444
— J., Polycladen 174
Luther, A., Nervensystem 616
Lymantria, Doppelbildung 459
Lymphdrüsen 289
Lyonet 7

Maas, O., Entwicklungsmechanik 547
— Reduktion 379
— Spongien 186ff.
Magnus, Pilze, Regeneration 57
Makaroff, Neoblasten 300
Manatus, Zahnersatz 114
Mangold, Doppelbildungen 456
— Keimblätter 296
— Organverlagerung 306
— Situs inversus 464ff.
Mantis, Extremitäten 228
Marchand, F. 10
— Bindegewebe 247ff.
— Fettgewebe 249
— Gefäßregeneration 271
— Hautregeneration 245
— Leberregeneration 288
— Mehrfachbildungen 414, 451
— Metaplasie 322
— Muskelregeneration 275
— Organerneuerung 136
— Reizwirkung 621ff.
— Wundheilung 231, 241
Marchantia, Reparation 59

Marcucci, Lacerta 485
Marcus, E., Bryozoen 154, 376
— Lichtwirkung 704
— Reizwirkung 708
— Schwerkraftwirkung 693
Marinesco, Nervenregeneration 281
Martens, E. v., Echiniden 158
Martin, B., Knochenregeneration 252 ff.
Martin, L., Lichtwirkung 703
Martini, Nematoden 172
— Zellkonstanz 561 ff.
Massenti, Leberregeneration 288
Mathiesen, Planarien 297
Mattes, O., Planarien 235 ff.
— Wundheilung 233 ff.
Matti, H., Knochenheilung 260
Maurer, Federbildung 99
Mauser der Vögel 99, 245
Maximow, A., Bindegewebe 247 ff.
May, M. R., *Amiurus*, Sinnesorgane 283
— Nervensystem 608, 617
Mayer, A. G., Medusen 183, 194
Mazzoleni 7
McIntosh, Nemertinen 177
Medusen, Reparation 182, 408
Megusar, Beschleunigung der Regeneration 555, 649
— Flügelreparation 153
— Gastropoden 148
— *Lampyris*, *Tenebrio* 153
— Schneckenfühler 416
Mehrfachbildungen 413 ff., 451, 719
Meisenheimer, Daumenschwielen 661 ff.
— Geschlechtsbestimmung 660
— Kastration 660 ff.
— Keimblätter 296
— Keimdrüsenübertragung 660 ff.
Meißner, G., Gordius 173
Meister, Leberregeneration 288
Mendel, Wachstum 556
Menzi, Anneliden 303
Merkel, K., Kiemenregeneration 284
Mermis, Regeneration 172
Mesnil, Heteromorphose 521
Metabolic gradients 630 ff.
Metabolismus, Rate 631
Metaplasie 319 ff.
Metridium, Doppelbildung 467
Meyer, A., Zelle 82
Michel, A., Anneliden 303
— Heteromorphose 521
— *Polygordius* 170
— Wundheilung 237
Microhydra, Knospung 343
Microstomum, Teilung 193
Miehe, Polarität 492
— Tradescantia 60
Mikrophthalmie 411
Milchdrüsen 289, 400
Milchdrüsenverdoppelung 463
Milojevic, Doppelbildungen 422
— verhinderte Regeneration 402
Milz 289
Minckert, Crinoiden 537
Mingazzini, *Ciona* 308
Minot, Wachstum 556
Mischkolonien, *Clava* 591
Mißbildungen 719
Mitsuda, Leberregeneration 288
Mollusken, Reparation 141 ff.
Monandropterus, Reparation 152
Mönckeberg, Atrophie 375
Monophthalmie 411
Monophyllaea, Hypertrophie 393
— Reparation 76
Monstriliden, Amputation 220
Monti, R., Nervensystem 594 ff.
— Polycladen 174
— Rhabdocöle 173
Monticelli, Holothurien 166
Moore, A. R., Temperatur 696
Moore, E. L., *Spathidium* 25 ff., 39, 41
Morgan, L. V., Planarien 594
Morgan, T. H., 9, 10
— Anneliden 168
— Atavismus 537
— Auffassung der Regeneration 226 ff.
— Autotomie 222
— Defektbildung 407
— Doppelbildungen 442 ff.
— Experimentalzoologie 547
— Fischschwanz 572
— Heterochelie 396 ff.
— Hydroiden 180 ff., 408, 565

Morgan, T. H., kleinste Teilstücke 580ff.
— Medusen 182ff., 408
— Nervensystem 597ff.
— Organbildende Stoffe 670
— Pantopoden 154
— Planarien 175ff.
— Polarität 515ff.
— Regeneration und Ernährung 653
— Regulation 336ff.
— Richtung des Regenerats 332ff.
— Schwerkraftwirkung 691
— Umgestaltung 344ff.
Morgulis, Atavismus 536
— Ernährung und Regeneration 650
— kleinste Teilstücke 584
— Limikolen 170ff.
— Nervensystem 603
— Podarke 571, 575, 584
— Regenerationsenergie 650
Morphallaxis, Umgestaltung 5, 344
Morrill, *Diemyctilus* 311
— Doppelbildungen 466
Mortensen, Doppelbildung 471
Moszkowski, Actinien 184, 344, 564
— Heteromorphose 513
Mrazek, *Lumbriculus* 202
— Polypharyngie 460
Müller, C., Doppelbildung 437ff.
— Heteromorphose 521
— Limikolen 170ff.
— wiederholte Regeneration 575
Müller, E., Augenregeneration 314ff.
Müller, Fr., Atavismus 532
Müller, H. C., äußere Einflüsse 684ff.
— *Cordylophora* 205
— Doppelbildungen 446
— Hydroiden 181
— Reduktion 378
Müller, K., Dissoziation 585ff.
— Reduktion 379
— Spongien 187, 378, 585, 589
Müller, O. Fr., 7
Muskelregeneration 272
Mutation, Homöosis 481

Nachtwey, Zellkonstanz 562
Nährstoffströme 502ff., 669
Naïs, Genitalorgane 202
Nakano, Wundheilung 63ff.
— Wundhormone 673
Narbenbildung 241ff., 720
Nassa, Doppelbildung 440
— Reparation 146ff.
Naville, Muskelregeneration 275
Nebennieren 289
Necturus, Defektbildung 405
— Reparation 136
Neeff, Polarität 492ff.
— Regulation 357ff.
Nekrohormone 676
Nematoden, Regeneration 172
Nemec, Wurzelreparation 72ff.
Nemertinen, Doppelbildungen 457
— Organerneuerung 297
— Reparation 177, 567
Neoblasten, Anneliden 298ff.
Neomorphose 352
Nephridien 290, 292
Neppi, Medusen 183
Nervenregeneration 12, 277ff.
Nervensystem und Regeneration 593ff. 726
Nervenzellen, Regeneration 11, 12
Neubildung von Material 5
Neumann, E., Muskelregeneration 274
Newman, Doppelbildungen 462
Nierenkanälchen 290
Nierenregeneration 290
Nitsche, H., *Antilocapra* 98
Noll, Polarität 491, 507ff.
Nonne, Gastropoden 148
— Nervensystem 605
Notregenerate 413
Nusbaum, J., Anneliden 168ff.
— Asteriden 162, 237
— Atavismus 537
— Doppelbildungen 457
— Echiniden 158
— Fischregeneration 137
— Fußreparation 146, 238
— Hungerwirkung 381
— Muskelregeneration 273
— Nemertinen, 178, 298, 381, 568, 581
— Nervensystem 599
— Wundheilung 237
Nußbaum, M., *Hydra* 180, 295

Nußbaum, M., Kastration 661ff.
— *Stentor* 38
Nuzum, Anneliden 305

Obelia, Polarität 512
Ogawa, Augenregeneration 314
Okada, Echiniden 158
— *Gonactinia* 184
Oliver, Nierenregeneration 291
Olmsted, Heteromorphose 519
— Kleinste Teilstücke 582
— Nervenregeneration 283
— Nervensystem 594ff., 608
— Polycladen 174
— Regulation 338
Oltmanns, Algen, Reparation 58
— Polarität 508
Opalina, Regeneration 25
Ophryotrocha, Reduktion 365ff.
— Reparation 168
Oppenheim, Atavismus 531
— Ephemeriden 153
— Verbesserung der Regeneration 574
Orbitolites, Regeneration 18
Organbildende Stoffe 669ff., 719
Organisation und Regeneration 557ff.
Orthopädie, funktionelle 340, 648
Ortmann, K., *Stylaria* 168, 202
— Temperatur 695
Ost, Extremitätenregeneration 328
— Mauerassel 150
— Muskelregeneration 273
— Nervenregeneration 278
Otto, Bryozoen 154, 205, 376
— Heteromorphose 525
— Regeneration und Alter 656
Ovarien, Regeneration 200ff., 292ff.
Oxner, Asteriden 162, 237
— Doppelbildungen 457
— Echiniden 158
— Hungerwirkung 381
— Muskelregeneration 273
— Nemertinen 178, 298, 381, 568, 581

Palaemon, Augenersatz 482
— Extremitäten 226
— Heterochelie 396
Palinurus, Augenersatz 482
Palla, Zellregeneration 15
Pallas, Planarien 176
Palolowurm, Autotomie 210
Paludina, Reparation 145, 147
Pankreasregeneration 289
Pantopoden, Doppelbildung 437
— Heteromorphose 524
Pappel, Reproduktion 53
Paramecium, Regeneration 25ff.
Parasitäre Kastration 660ff.
Paratomie, Teilung 190ff, 195, 714
Paravicini, Schalenreparation 145
Parker, Actinien 184
Parona, Atavismus 536
— Cephalopodenarme 416
— *Tethys* 142
Passiflora, Reproduktion 54
Pavesi, Skorpion 435
Pawlowsky, Inkretion 654
Payr, Darmregeneration 287
— Ersatzgewebe 242ff.
— Gelenkregeneration 265ff.
— Narbenbildung 242ff.
Pedaschenko, Keimzellen 203
Peebles, *Hydra* 180ff., 351, 408
— Lichtwirkung 703ff.
— *Paramecium* 25, 43
— Temperatur 696
Pelseneer, Gastropoden 148
— Nervensystem 595
— Radula 112
Peltogaster, Kastration 660
Penard, Amöbenregeneration 18
Pennaria, Dissoziation 590ff.
— Polarität 514, 688
— Reparation 181, 565, 580
Penners, Doppelbildungen 437ff., 454ff.
Perognathus, Schwanzreparation 218
Peromyscus, Autotomie 218
Perrier, Asteriden 165
Perroncito, Nervenregeneration 280, 282
Perückengeweih 663
Peter, K., Zweckmäßigkeit 230
Peters, L., Reparation 69
Peters, N., Ctenodrilus 191, 304
Petersen, H., Augenregeneration 314, 459

Petersen, H., Nervensystem 616
Petkoff, Stimulation 628
Pfeffer, W. 8
— Pflanzenregeneration 47, 79
— Polarität 500
Pflanzen, Regeneration 45 ff.
Pflanzenzellen, Wundheilung 13
Pflüger, E. 9
Phaseolus, Reparation 69
Philippeaux, Extremitätenregeneration 135, 309
Philps, L. A., Amöbenregeneration 18
Phoroniden, Reparation 154
Phoronis, Darmneubildung 307
Phycomyces, Reparation 56
Physiologische Regeneration 1, 94 ff., 714
Piana, Atavismus 534
— Doppelbildungen 422
Piéron, Autotomie 222
Pigmentschwund bei Lichtmangel 698
Pischinger, Blattreparation 76
Planarien, Doppelbildung 441 ff.
— Heteromorphose 516 ff.
— Reduktion 364 ff., 379 ff.
— Regulation 336
— Reparation 174 ff.
— Wundheilung 235 ff.
Planorbis, Reparation 145
Plate, L., *Dentalium* 110, 216
— Haarbildung 101
— Lichtwirkung 698
Pleurotricha, Regeneration 40
Plinius 6
Plotnikow, Häutung 108
Polarität 487 ff., 717 ff.
Polaritätsänderung 491 ff., 505 ff.
Poll, Kastration 663.
Polycladen, Reparation 174
Polydactylie 427 ff., 535
Polypharyngie, Planarien 460
Polypodium, Reparation 76 ff.
Polystomella, Regeneration 18
Ponfick, Leberregeneration 288
Popoff, Stimulation 628 ff.
Populus, Kallus 67 ff.
— Reproduktion 53
Poriferen, Reparation 186
Portheim, Polarität 495
Poso, Echiniden 158
Postregeneration 546
Power, J., Schneckenreparation 148
Prosophthalmie 411
Proteus, Augenrückbildung 699 ff.
— Extremitäten 227
Protonephridien 290
Protozoen, Regeneration 16 ff.
Prouho, Echiniden 158
Prowazek, *Stentor* 39, 42
Przibram 9, 10
— *Antedon* 307 ff.
— Atavismus 530 ff., 537
— Auffassung der Regeneration 226 ff.
— Autotomie 214 ff.
— Crinoiden 160
— Extremitätenregeneration 329
— Heterochelie 396 ff.
— Heteromorphose 528 ff.
— Homöosis 474 ff.
— Kristallregeneration 87 ff., 91 ff.
— Mantiden 228
— Mehrfachbildungen 414 ff., 417 ff., 451
— Nervensystem 600 ff.
— Wachstum 554, 649
Pseudarthrose 263 ff.
Pterobranchier, Reparation 154
Puppe, Doppelbildungen 422

Quincke, Kristallregeneration 83

Rabes, Heteromorphose 521
— Nervensystem 598
— Wundheilung 237
Rabl, Augenlinse 315
Raciborski, Polarität 492, 506
Rädertiere, Regeneration 172
Radula, Ersatz 112 ff.
Ramon y Cajal, Nervenregeneration 281
Rand, Actinien 184, 344
— Anneliden 305
— *Hydra* 180 ff., 351, 408
— Polarität 513
Randolph, Anneliden 299 ff.
— äußere Einflüsse 684
— Neoblasten 299
— Planarien 177

Randolph, Temperatur 695
Raßbach, *Anodonta* 142
— Schalenreparation 142
Rate of metabolism 631
Rauber, Kristallregeneration 85 ff.
Rawin, Involution 375
Réaumur 6, 7
— Polypen 179
— Temperatur 694
Redenz, Knochenregeneration 252
Redifferenzierung 368
Reduktion 362 ff.
— Spongien 187, 378
Reduktionskörper, Spongien 187, 378, 585
Reed, Muskelregeneration 273
— Nervenregeneration 279
Regenerationsenergie 648 ff.
Regenerationsintensität 568
Regenerationskegel 127, 133, 235, 327, 367, 721
Regulation der Pflanzen 354, 386 ff., 392 ff.
Regulationsvorgänge 334 ff., 341 ff., 346 ff., 720
Regulatorische Reduktion 362 ff.
Reiche, Wundhormone 673
Reichensperger, Crinoiden 160, 237, 537
Reisinger, Zellkonstanz 563
Reizempfänglichkeit 630 ff.
Reizstoffe bei Pflanzen 674
Reizwirkung 621 ff.
Renilla, Reduktion 363
Reparation, Pflanzen 46, 55 ff.
Reparative Regeneration 1, 126
Repetierende Regeneration 1, 94 ff.
Reptilien, Zahnersatz 115
Reproduktion, Pflanzen 46 ff.
Reservate indifferenter Zellen 372, 721
Restitution 341 ff., 346 ff., 721
— bei Pflanzen 354 ff.
— bei Tieren 362 ff.
— durch Destruktion 362 ff.
Reuber, Reparation 68
Reunion 584 ff.
Reversibilität der Lebensvorgänge 385
Rhabdocöle, Doppelbildungen 458
— Turbellarien 173
Rhabdopleura, Reparation 155
Rhizocephalen, Amputation 220
Rhumbler, Kristalle 83
— Wachstum 556
Rhynchelmis, Keimzellen 201 ff.
Ribbert, Leberregeneration 288, 399
— Milchdrüsen 400
— Nierenregeneration 291
— wiederholte Regeneration 578
Richters, C., *Linckia* 163 ff., 237.
— Nematoden 173
Richtung des Regenerats 326, 330 ff., 724
Riemer, H., Nematoden 173
Rievel, Anneliden 303
— *Ophryotrocha* 168
— Wundheilung 237
Riggenbach, Autotomie 215
Rimsky-Korsakow, Autotomie 214
— Embiden 574
— Extremitätenreparation 152
Rinne, Kristallregeneration 87
Robertson, Wachstum 556
Rochs, Leberregeneration 399
Rohde, Knochenregeneration 252 ff.
Romeis, Inkretion 654, 679
— Regeneration und Ernährung 651
Rörig, Inkretion 664
Rösel von Rosenhof, Polypen 179
— Temperatur 694
Rößle, Metaplasie 320
— Wachstum 556
Rotatorien, Regeneration 172
Roux, W. 9
— Auffassung der Regeneration 225
— Bedeutung der Wundfläche 640
— Postregeneration 545 ff.
— Regulation 346
Rubin, Nervensystem 606 ff.
Rubner, Wachstum 556
Rückdifferenzierung 320, 366 ff.
Rückschläge 428, 535
Ruhezustände 375 ff.
Ruhl, L., Rhabdocöle 173
Rungius, Zellenersatz 122
Runnström, *Antedon* 167
Ruttloff, Heteromorphose 524
— Nervensystem 598

Sacculina, Kastration 660ff.
Sacerdotti, Knochenbildung 321
Sachs, J. 8
— Formbildende Stoffe 669
Sarasin, P. u. F., Doppelbildung 469
— *Linckia* 165
Schaper, Lichtwirkung 708
— Nervensystem 607
Schapiro, Asteriden 161ff., 237
— Heteromorphose 525
— Nervensystem 602
— Richtung des Regenerats 333
Schaxel, J., Augenregeneration 311ff.
— Ausgestaltung des Regenerats 327
— Axolotl 402
— *Carausius* 402
— *Ciona* 308
— *Clavelina* 141, 370
— Extremilätenregeneration 132ff., 250, 309
— Leberregeneration 288, 399
— Milz 289
— Reduktion 370ff.
— Umkehr der Lebensvorgänge 385
— Verhindern der Regeneration 402
— wiederholte Regeneration 578
— Wundheilung 132ff.
— Wundverschluß 243
Schepotieff, Borstenersatz 112
— Rhabdopleura 155
Scheren, Doppelbildung 417
Scherenersatz bei Krebsen 396ff.
Schilddrüse 289
Schilddrüsenfütterung 654
Schilddrüse und Regeneration 679
Schilling, E., Entholzung 387ff.
— Wundhormone 674
Schimkewitsch, Atavismus 533
— Augenregeneration 318
— Pantopoden 154, 437
Schlegel, Mehrfachbildungen 414, 451
Schleimhäute 246
Schleip, Doppelbildungen 456
Schmähl, Infusorien 27ff., 40, 43
Schmalhausen, Alter 658
— Funktionelle Reizwirkung 648
— Regeneration und Ernährung 651
— Temperatur 695
Schmidt, M.B., Muskelregeneration 276
Schmidt, O., Spongien 186ff.
Schmidt, W.J., Echiniden 158
— Kristallregeneration 84
Schmidt-Jensen, Homöosis 475ff.
Schmincke, Muskelregeneration 274ff.
— Wundheilung 232
Schmitz, Zellregeneration 15
Schnabel, H., Radula 114
Schnabelregeneration der Vögel 127
Schnecken, Schalenreparation 143ff.
Schneckenfühler, Doppelbildung 416
Schotté, Nervensystem 611ff.
Schuberg, *Stentor* 35ff.
Schultz, E., *Amphiglaena* 574
— Atavismus 531ff.
— Äußere Einflüsse 684
— *Ciona* 308
— *Clavelina* 141, 370
— Hirudineen 171
— Hungerwirkung 383
— Muskelregeneration 273
— *Phoronis* 155, 307
— Polycladen 174
— Reduktion 370ff.
— Spinnenbeine 226
— Umkehr der Lebensvorgänge 384
Schultz, W., Haarbildung 103
Schultze, L., *Ciona* 308
Schultze, O., Doppelbildungen 450, 456
— Druckversuche 546
Schulze, P., *Hydra* 295
Schutzstoffe bei Pflanzen 674
Schwalbe, E., Mehrfachbildungen 414, 451, 459
Schwämme, kleinste Teilstücke 187, 585
— Reduktion 378
— Reparation 186
Schwanzregeneration, Eidechse 127ff., 216, 432, 552
— Fische 137, 552
Schwerkraftwirkung 681ff., 689ff., 731
Sciacchitano, *Artemia* 684
— Flügelreparation 153
Scolopendrium, Reparation 76ff.
Scyphomedusen, Reparation 183
Secerov, Gastropoden 148
— Schneckenfühler 416

Seesterne, Teilung 165
Sekora, Doppelbildungen 457 ff.
Selbstdifferenzierung 723, 732
Selbstverstümmelung 207 ff.
Sellheim, Kastration 663
Semper, *Helicarion* 142
— Neoblasten 299
Sidoriak, Fischregeneration 137
Simoes-Raposo, Nervenregeneration 279
Simon, Kallusbildung 67
— Polarität 502 ff.
— Wurzelreparation 74
Sinnesorgane, Regeneration 282 ff.
Siren, Extremitäten 227
Sirenen, Zahnersatz 114
Situs inversus 458 ff., 463
— transversus 463
Sivickis, Planarien 174 ff., 410
— Reizwirkung 633
Skorpion, Doppelbildungen 435 ff., 448 ff., 452
Slotopolsky, Autotomie 216 ff.
— *Lacerta* 127 ff., 216, 432
— wiederholte Regeneration 578
Smith, G., *Sacculina* 661
Sokoloff, *Dileptus* 24, 39
— Gregarina 20
— Infusorien 25 ff.
Spallanzani 6, 7
— Amphibien 129, 572
— Heteromorphose 521
— Regeneration und Alter 656
— Schneckenreparation 148
— Temperatur 694
— wiederholte Regeneration 578
Spathidium, Regeneration 25 ff.
Speicheldrüsen-Regeneration 289
Spek, Radula 114
Spemann, Blastomerentrennung 546 ff.
— Doppelbildungen 448 ff., 456
— Einfluß des Nervensystems 615
— Organverlagerung 306, 318
— Zellkonstanz 561
Spencer, H., Kristallregeneration 84
Spengel, *Balanoglossus* 157
— *Echiurus* 112
Sphacelaria, Reparation 55 ff.
Spongilla, Dissoziation 585 ff.
Squilla, Augenersatz 483
Staurocephalus, Zahnersatz 112
Steele, Augenersatz 482 ff.
Stein, *Stylonychia* 36
Steinach, Inkretion 664
Steinlin, Knochenheilung 678
Steinmann, äußere Einflüsse 684
— Darmregeneration 286
— Doppelbildungen 445
— Einfluß des Ganzen 445, 644
— Heteromorphose 517 ff.
— Lichtwirkung 702
— Planarien 177 ff., 199
— Polypharyngie 460
— Redifferenzierung 368
— Reduktion 381
— Regeneration und Alter 656
— Regulation 339
— Wundheilung 235 ff.
Stellung des Regenerats 330 ff., 724
Stempell, Lichtwirkung 707
Stenostomum, Teilung 193
Stentor, Regeneration 22 ff., 32 ff., 42
Stephanoceros, Zellkonstanz 562 ff.
Sterki, Infusorien 36
Steuer, Eutreptia 20
Stevens, Doppelbildung 441
— Hydroiden 181 ff., 565
— Infusorien 25 ff
— Nervenregeneration 277
— Organbildende Stoffe 670
— Planarien 177 ff., 297
— Polarität 514 ff.
— Regulation 349
— Schwerkraftwirkung 691
— Wundheilung 237
Stimulatien 627 ff.
Stingl, Reproduktion 50
Stockard, Beschleunigung der Regeneration 555, 650
— Cyclopie 410 ff.
— Medusen 184, 564
— *Ophiocoma* 566
— Regeneration und Ernährung 652
— Stimulation 627
Stofftransport 671
Stolc, Amöbenregeneration 18

Stolte, *Naïs* 197
Stone, Nervenregeneration 283
Stoppenbrink, Hungerwirkung 380
Strasburger, Polarität 491, 507
— Wurzel 70ff.
Straßen, O. zur, Zellkonstanz 561
Streptocarpus, Hypertrophie 393
— Reparation 76ff.
Strukturpolarität 528
Studer, Th., Federbildung 100
Stümperregenerate 413
Stylaria (Naïs), Genitalorgane 202
Stylorhynchus, Regeneration 21, 27ff.
Subregeneration 401ff.
Substitution 474.
Sumner, Autotomie 218
Superregeneration 413ff.
— Infusorien 41ff.
Swett, Doppelbildungen 422ff.
— Situs inversus 465ff.
Synophthalmie 410ff., 459
Syringa, Blattreparation 76
Szüts, Nervensystem 617

Tachea, Schalenreparation 144
Talgdrüsen, Zellenersatz 120
Tandler, Inkretion 664
Tannreuther, Doppelbildung 436ff., 453
Tardigraden, Zellkonstanz 562
Taylor, C. F., Infusorien 41
Techow, Fußregeneration 146, 239
— Nervensystem 605
— Schalenreparation 145
— Schneckenfühler 416
Teil für Teil-Determination 644, 725
Teilung bei Tieren 188ff.
Teilungsfaktor 675
Teilungshormone 673
Temperatur und Regeneration 694ff.
Tentakel, Doppelbildungen 416
Tethys, Rückenanhänge 142
Thomson, A. L., Nervensystem 601
Thor, S., *Hygrobates* 475
Thoracopagus 464
Thymus 289
— Fütterung 654
Thymus u. Regeneration 679
Thyreoidea 289
— Fütterung 654
— u. Regeneration 679
Tillina, Regeneration 25
Tirala, *Criodrilus* 168
— Keimzellenersatz 200
Tobler, Polarität 492
Torenia, Reproduktion 49ff.
Tornier, Atavismus 534
— Defektbildung 412
— Gestaltung des Regenerats 328
— Kastration 665
— Mehrfachbildungen 418ff., 450
— Schwanzregeneration 242
Torraca, Lichtwirkung 708
Torrey, Aktinien 184, 564
— Hydroiden 181ff.
— Lichtwirkung 703
— Polarität 515
— Sauerstoffzufuhr 686
Totipotenz der Zellen 713, 718, 723
Townsend, Zellregeneration 16
Tradescantia, Wundheilung 59, 60
Tränendrüsen 289
Translation 480
Trembley 6, 7
— Polypen 179
— Temperatur 694
Tripp, Hydra 351
Tubularia, Doppelbildung 467
— Heteromorphose 511ff., 687
Tunicaten, Reparation 139ff.
Turbellarien, Autotomie 208
— Regeneration 173

Ubisch, L. v., Amphibien 572
— Augenregeneration 311ff.
— *Cloë* 554
— Differenzierungsgefälle 555
— *Lumbricus* 571
— Reizwirkung 657
— *Stephanoceros* 172, 563
Uhlenhuth, Augenregeneration 314ff., 680
— Inkretion 654, 680
Umdifferenzierung 366ff., 721
Umgebungswirkung 683ff.
Umgestaltungsvorgänge 5, 341ff., 720, 724

Umkehr der Entwicklung 379ff.
Umkehrung der Polarität 491ff., 505ff.
Umlagerung 5, 341ff.
Ungerer, Regulation 359, 393
— Reparation 58
— Reproduktion 47, 53
Unipolarität 510
Unvollständige Regeneration 401ff.
Urban, Reduktion 379
Uronychia, Regeneration 26ff.
Urtica, Zellregeneration 13
Uterusepithel 246

Valette, M., Nase 617
Valle, Della, Doppelbildungen 422ff.
Vandel, Doppelbildungen 443
— Planarien 174ff., 198, 381
— Reduktion 381
Vejdovsky, Borstenersatz 112
— Doppelbildungen 437ff.
Vejnarova, Reizwirkung 629
Verbesserung der Regeneration 573ff.
Verhinderung der Regeneration 402
Verhoeff, *Lithobius* 107
Verkalkung 321
Verkleinerung d. biol. Systems 195, 577
Verknöcherung 321
Verlagerung von Teilen 341ff.
Verletzung und Regeneration 639ff.
Verworn, Amöbenregeneration 18
— *Stentor* 38
Villars, G. de, 6
Villepoix, Schalenreparation 145
Vlatokovic, Doppelbildungen 422
Vöchting, Auffassung der Regeneration 225ff.
— Polarität 489ff.
— Regulationen 357ff., 387ff., 394ff.
— Reparation 61, 65
— Wundheilung 65
Vogel, R., Kristallregeneration 91ff.
Voigt, W., Heteromorphose 517
— Planarien 176
Volante, Schwanzregeneration 129, 433
Volkmann, Muskelregeneration 274
Vollmer, Drüsenzellen 119

Wachs, Augenregeneration 311ff., 680
— Reduktionsvorgänge 385
Wachstum und Regeneration 549ff., 649, 729ff.
Wachstumsvorgänge 123, 341ff.
Wagner, F. v., *Lumbriculus* 170
— Neoblasten 300
— Turbellarien 296
Wagner, W., Extremitätenreparation 152
— Extremitätenregeneration 329
Wagnerella, Regeneration 19
Wallengren, Infusorien 28ff.
Walter, F. K., Nervensystem 608ff.
— Schilddrüsenwirkung 679
Wasserbeschaffenheit und Regeneration 684ff.
Weber, A., Reizwirkung 630
Weber, F., Korrelation bei Pflanzen 63
— Rückdifferenzierung 390.
— Wundhormone 675
Weber, M., *Antilocapra* 98
Wege, Antennenregeneration 151
— *Asellus* 211ff., 222
— Extremitätenregeneration 328
— Muskelregeneration 273
— Nervenregeneration 279
— Wiederholte Regeneration 574
Weir, Pilze, Regeneration 57
Weismann, Auffassung der Regeneration 225ff.
— Keimplasma 722
— Kristallregeneration 84
— Linsenregeneration 319
Weiß, P., Determinationsfeld 725
— Einfluß des Ganzen 644ff., 725
— Extremitätenregeneration 135, 250, 309ff., 644ff.
— Nervensystem 611ff., 619ff.
Weißfeiler, Nervenregeneration 281
Welch, Doppelbildungen 437ff, 454ff.
Weltner, Spongien 186
Wendelstadt, Extremitätenregeneration 135, 309
— Skelettbildung 250
Werber, Augenmißbildungen 411ff., 459
— Augenregeneration 314, 459
— Flügelreparation 153
— Mehrfachbildungen 414

Werber, Schnabelregeneration 127
Werner, F., Atavismus 535
— *Lacerta* 129, 433
Wessel, E., Doppelbildung 456
Wetzel, E., Doppelbildungen 456
Wheeler, Homöosis 479ff.
White, *Lacerta* 127, 433
Wiedererzeugung, Regeneration 5
Wiederholung der Regeneration 573ff.
Wilhelmi, H., Situs inversus 466
Will, L., Regeneration u. Ernährung 653
— Reduktion Hydroiden 382
Willey, Balanoglossus 157
Willich, Knochenregeneration 257
Wilson, E. B. 9
— Actinien 184
— *Amphioxus* 544
— *Cerebratulus* 544
— Heterochelie 397
— Nervensystem 602
— Reduktion 363
Wilson, H. V., Dissoziation 585ff.
— Reduktion 370ff.
— Spongien 186ff., 585, 589
Winkler, H., *Passiflora* 668
— Polarität 491ff., 507
— Regulation 359, 387ff., 393
— Reparation 78
— Reproduktion 49, 54
— Rückdifferenzierung 391
— *Torenia* 356
Winterknospen, *Clavelina* 377
Wintrebert, Nervensystem 607
Wirkungskreis der Regeneration 725
Witschi, Doppelbildungen 471
Woerdeman, Augenregeneration 311
Wolff, G., Augenregeneration 314, 318
— Nervensystem 608ff.
Woodland, Autotomie 217
— Fingerregeneration 136
— *Lacerta*, *Gecko* 127ff., 217, 433
Wulff, E., Polarität 506
Wülker, Nematoden 173
Wundfläche und Regenerat 333ff., 724
Wundheilung 231ff.
Wundheilung der Pflanzen 60ff.
Wundheilung, Pflanzenzellen 13
Wundhormone, Pflanzen 61ff., 669ff., 672ff., 726
Wundkörper der Pflanzen 65
Wundmaterial 232ff., 639
Wundverschluß 231ff.
Wurmbach, H., Kiemenregeneration 284
— Knochenregeneration 250
Würmer, Reparation 167ff.
Wurzelreparation 70ff.

Xylaria, Reparation 56

Young, *Uronychia* 36, 41

Zahnersatz 112ff
Zeleny, Beschleunigung der Regeneration 555, 577, 649
— Extremitätenregeneration 152, 328
— Heterochelie 397
— *Hydroides* 395
— *Pilidium* 545
— Regeneration und Alter 656
— Regulation 359
Zell, R., Drüsenzellen 118
Zellenkolonien, Regeneration 712
Zellenregeneration 711ff.
Zellkonstanz 561ff.
Zellpolarität 488ff.
Zellreservate 372, 721
Ziegelmayer, *Cyclops* 104
Ziegler, H. E., 9
— Ctenophoren 544
— Zellkonstanz 561
Zielinska, Sauerstoffmangel 686
Zimmermann, W., Polarität 506
— *Sphacelaria* 55
— Wundhormone 674
Zirpolo, Asteriden 165
— Bryozoen 154
Zoja, *Laodice* 543
Zondek, Knochenregeneration 252
Zucco Cucagna, *Hermaea* 146, 238
— Muskelregeneration 273
Zucker, R., Geschlechtsbestimmung 660
Zülzer, Extremitätenreparation 152, 328
— *Wagnerella* 19
Zweibaum, Lichtwirkung 702
— Ovarienregeneration 203
Zwillingsbildung 453

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Zoologie im Grundriß von Professor **Dr. W. Stempell.** 1926. (XX und 900 S.) Mit 676 Abbildungsgruppen im Text und 100 Lichtbildern
Gebunden 42.—

Morphologie der Tiere in Bildern von Professor **Dr. A. Kühn.**
Heft 1: **Protozoen.** I. Teil: **Flagellaten.** Mit zahlreichen Abbildungen, (106 S.) 1921 Geheftet 12.—
Heft 2: **Protozoen.** II. Teil: **Rhizopoden.** Mit 206 Abbildungen. (166 S.) 1926 Geheftet 18.—

Biologie der Tiere Deutschlands unter Mitwirkung zahlreicher Fachleute bearbeitet und herausgegeben von **Dr. Paul Schulze,** o. Professor der Zoologie und vergl. Anatomie an der Universität Rostock. — Mit zahlreichen Abbildungen. Lieferung 1—23. Geheftet zus. 54.—
Einzelne Lieferungen kosten 100% mehr.

Zoologische Bausteine. Ausschnitte aus dem Gesamtgebiet der Zoologie. Herausgegeben von **Dr. Paul Schulze,** o. Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der Universität Rostock.
Bd. I, Heft 1: **Tastsinn, Strömungssinn und Temperatursinn der Tiere und die diesen Sinnen zugeordneten Reaktionen** von **Dr. Konrad Herter,** Privatdozent für Zoologie und Assistent am Zoologischen Institut der Universität in Berlin. Mit 93 Abbildungen im Text. (IV und 182 S.) 1925 Geheftet 12.—
Bd. I, Heft 2: **Die Oekologie der blattminierenden Insektenlarven** von **Dr. Martin Hering,** Kustos am Zoologischen Museum der Universität in Berlin. Mit einer photographischen, einer Tafel in Farbendruck und 67 Textabbildungen. (248 S.) 1926
Geheftet 18.—

Tierphysiologische Übungen von Professor **Dr. Paul Krüger.** Mit 180 Abbildungen. (518 S.) 1926 Gebunden 32.70

Grundriß der vergleichenden Physiologie von **Dr. W. Frhr. v. Buddenbrock,** o. Professor der Zoologie und vergl. Anatomie an der Universität Kiel.
Teil I: **Sinnesorgane und Nervensystem.** Mit 143 Abbildungen. (276 S.) 1924 Geheftet 12.75
Teil II: **Muskulatur, Atmung, Licht- und Energieproduktion, Farbwechsel.** Mit 96 Abbildungen und 3 Tafeln. (246 S.) 1926 Geheftet 17.25

Praktikum der Zellenlehre von Professor **Dr. Paul Buchner.** Privatdozenten an der Universität München. Erster Teil: **Allgemeine Zellen- und Befruchtungslehre.** Mit 160 zum Teil farbigen Textfiguren. (336 S.) 1915 Geb. 22.50

Tier und Pflanze in intrazellularer Symbiose von Professor **Dr. Paul Buchner.** Mit 103 Textabbildungen und 2 Tafeln. (462 S.) 1921 Geb. 19.50

Einführung in die experimentelle Vererbungslehre von Professor **Dr. phil. et med. Erwin Baur.** Fünfte und sechste neubearbeitete Auflage. Mit 160 Textabbildungen und 8 farbigen Tafeln. (436 S.) 1922 Gebunden 15.—

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Die stoffliche Grundlage der Vererbung von **Th. H. Morgan**, Professor der experimentellen Zoologie an der Columbia-Universität in New York. Vom Verfasser autorisierte deutsche Ausgabe von **Dr. Hans Nachtsheim.** Mit 118 Abbildungen. (291 S.) 1921 Gebunden 15.—

Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung von Prof. **Dr. Richard Goldschmidt**, Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Institutes für Biologie Berlin-Dahlem. Mit 113 Abbildungen. (251 S.) 1920 Gebunden 15.—

Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen von Prof. **Dr. C. Correns.** Mit 9 Textabbildungen. (V und 81 S.) 1907 Geheftet 2.25

Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes von Professor **Dr. C. Correns** (Berlin) und Professor **Dr. R. Goldschmidt** (Berlin). Erweiterte Fassung zweier Vorträge. Mit 55 zum Teil farbigen Textabbildungen. (VIII und 149 S.) 1913 Gebunden 8.25

Die neuen Vererbungsgesetze von Prof. **Dr. C. Correns.** Nach einem Vortrag, gehalten vor dem Wissenschaftlichen Verein in Berlin, zugleich zweite ganz umgearbeitete Auflage der Vererbungsgesetze. Mit 12 zum Teil farbigen Textabbildungen. (VIII und 75 S.) Manuldruck 1926 Geheftet 6.—

Allgemeine Abstammungslehre. Zugleich eine gemeinverständliche Kritik des Darwinismus und des Lamarckismus von Professor **Dr. Bernhard Dürken.** Zweite Auflage. Mit 38 Textfiguren in 71 Einzeldarstellungen. (205 S.) 1924 Gebunden 4.50

Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen von Professor **Dr. B. Němec,** Vorstand des pflanzenbiologischen Institutes der Universität Prag. Mit 119 Textabbild. und 5 lithographischen Doppeltafeln. (IV und 532 S.) 1910 Geheftet 30.—

Studien über die Regeneration von Prof. **Dr. B. Němec.** Mit 180 Textabbildungen. (IV und 387 S.) 1905 Geheftet 15.—

Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. An der Universität von Kalifornien gehaltene Vorlesungen von **Hugo de Vries.** Ins Deutsche übertragen von Prof. **Dr. H. Klebahn.** Mit 53 Textabbildungen. (XII und 530 S.) 1906 Geheftet 24.—

Gruppenweise Artbildung von **Dr. Hugo de Vries,** Professor der Botanik an der Universität in Amsterdam. Mit 121 Textabbildungen und 22 farbigen Tafeln. (VIII und 365 S.) 1913 Geheftet 33.—

Die Mutationen in der Erblichkeitslehre. Vortrag, gehalten bei der Eröffnung der von Wm. M. Rice gegründeten Universität in Houston in Texas von **Dr. Hugo de Vries,** Professor der Botanik an der Universität von Amsterdam. (42 S.) 1912 Geheftet 2.40

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

LANE MEDICAL LIBRARY

To avoid fine, this book should be returned on or before the date last stamped below.

FEB - 4 20

D499 Korschelt, E. 67100
K84 Regeneration und
v.1 Transplantation
1927

NAME T. Addis

DATE DUE
MAY 23 1928